Чувства животных

Р. БЕРТОН

SHOUT
SHARE
IT

Annotation

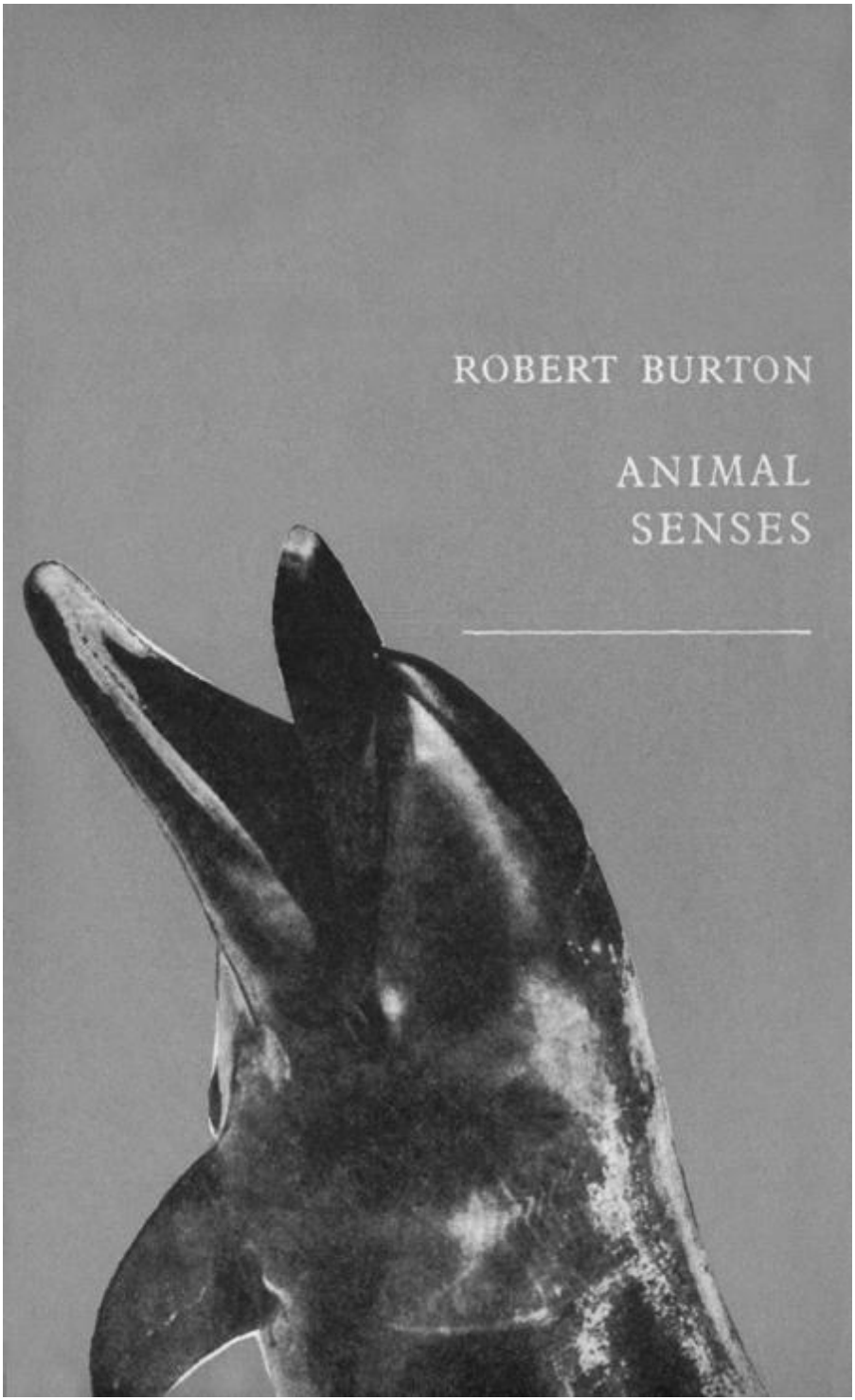
Живо написанный и очень хорошо иллюстрированный очерк о работе органов чувств животных в связи с их поведением. Автор умело сочетает высокий научный уровень с доступностью изложения. Незаметно, без напряжения он вводит читателя в курс сложнейших исследований, теорий и гипотез, в основе которых лежат современные методы изучения поведения животных.

Книга предназначена для широких кругов читателей-неспециалистов, для преподавателей и учащихся средней школы. Может оказаться полезной для студентов биологических факультетов, а также для инженеров, физиков, математиков, занимающихся проблемами бионики и нейрокибернетики.

- Роберт Бертон
  - Предисловие к русскому изданию
  - ГЛАВА 1
  - ГЛАВА 2
  - ГЛАВА 3
  - ГЛАВА 4
  - ГЛАВА 5
  - ГЛАВА 6
  - ГЛАВА 7
  - ГЛАВА 8
  - ГЛАВА 9
  - ГЛАВА 10
  - ГЛАВА 11
  - Литература
- notes
  - 1
  - 2
  - 3
  - 4
  - 5

Роберт Бертон
Чувства животных

Предисловие к русскому изданию



Популярная книга Р. Бертона «Чувства животных» и опубликованная в 1966 году издательством «Мир» книга

американских натуралистов Л. Дж. Милна и М. Милн «Чувства животных и человека» хорошо дополняют друг друга. Авторы обеих книг увлеченно, с большой любовью к своему делу показывают, как разнообразен мир восприятия живых существ. По существу только в последние два десятилетия началось серьезное и глубокое изучение всех тех многообразных органов чувств, которые имеются у различных животных. Теперь вряд ли кто-либо по-прежнему полагает, что мир восприятия у животных ограничивается классическими пятью чувствами: зрением, обонянием, слухом, вкусом и осязанием.

Р. Бертон назвал свою книгу «Чувства животных», хотя разговор в ней идет только о восприятии животными окружающего мира. Дело здесь, по-видимому, в существующей до настоящего времени не совсем точной терминологии. Восприятие издавна связывалось с ощущением, откуда, собственно, и пошло название — «органы чувств». Теперь же стало совершенно ясно, что восприятие и чувство как субъективное переживание — понятия разные. В последние годы процесс восприятия условно выделяется под названием «перцепция», которая отличается от чувственного, или эмоционального, переживания, хотя тесно с ним связана.

На многочисленных и интересных примерах автор показывает, как удивительно тонко приспособлены все живые организмы к условиям существования. Через всю книгу красной нитью проходит главная мысль о том, что каждый вид животных обладает индивидуальным набором средств восприятия окружающего их мира. Животные живут в своих индивидуальных «мирах» и взаимодействуют с другими живыми существами только в узком диапазоне окружающих раздражителей, определяемом границами их восприятия. Примером служит лягушка, которая воспринимает лишь движущиеся предметы и поэтому будет голодать и может даже погибнуть среди убитых съедобных для нее, но неподвижных насекомых.

По существу автор ставит чрезвычайно важную проблему об *избирательном восприятии различными живыми существами окружающего их мира.* Это в свою очередь приводит к важному положению об *избирательном взаимодействии живых существ* в пределах, ограниченных воспринимаемыми ими внешними раздражителями. Р. Бертон показывает, как происходит такое взаимодействие у различных животных. Особенно тонко и изощренно взаимодействуют в пределах узких диапазонов хищники и их жертвы.

Проблема способов общения живых существ в последние годы приобретает все более важное теоретическое и практическое

значение. Она заставляет физиологов и биологов по-новому ставить некоторые вопросы. Р. Бертон совершенно справедливо указывает на то, что при изучении органов чувств следует использовать не искусственные раздражители (например, световые вспышки или звуковые щелчки), как это часто делается в физиологических лабораториях, а строго индивидуальные для каждого животного раздражители, с которыми оно встречается в естественной обстановке.

Но самой заманчивой оказалась идея о возможности искусственного привлечения или отпугивания насекомых — проблема, имеющая огромное народнохозяйственное значение. Вместе с тем в проблеме избирательного взаимодействия живых существ кроется много неясных вопросов. Одним из кардинальных является вопрос о том, как в процессе эволюции сложилось такое разграничение «сфер влияния».

Не менее сложен вопрос о том, как животные-жертвы улавливают сигналы хищников. Почему, например, у некоторых бабочек имеются удивительные приспособления, позволяющие им распознавать сигналы летучей мыши? Ведь они с ней никогда не встречались, а те из них, которые имели такую роковую встречу, никак, по-видимому, не могли информировать своих сородичей. Как шел в данном случае естественный отбор и создавалось тончайшее приспособление? Настоящая книга ответа на эти вопросы не дает. Автор оставляет без достаточного объяснения и другой важный вопрос — вопрос о том, какие физиологические механизмы определяют у животных избирательное восприятие внешнего мира. Говоря об индивидуальных «мироощущениях» различных существ, он, по существу, оставляет открытой дверь для идеалистических представлений.

Все многочисленные крайне интересные и поучительные примеры Р. Бертона носят в основном описательный характер. Для него остаются загадкой многие явления, по поводу которых он высказывает только восторг и удивление. Так, например, он восторгается способностью глазчатой курицы точно определять температуру земляной кучи, в которую она откладывает яйца, и регулировать ее. Однако объяснить это явление он не может.

Вместе с тем в Советском Союзе получила широкое развитие теория функциональной системы, сформулированная акад. П. К. Анохиным. С позиций этой теории становятся ясными многие формы приспособительного поведения животных, в том числе опережение реальных событий и оценка результатов поведения, а также активный выбор раздражителей внешнего мира в зависимости от исходной доминирующей мотивации. Р. Бертон, по-видимому, не знаком с этой теорией.

Некоторые примеры применения теории функциональной системы для объяснения приспособительного поведения приведены нами в брошюрах «Тайны инстинкта» (изд-во «Знание», серия «Биология», 1967) и «Мотивы поведения животных» (изд-во «Знание», серия «Биология», № 2, 1971), с которыми читатель может познакомиться.

В целом живо написанная и увлекательная книга Р. Бертона, безусловно, понравится читателю. Книга полна оптимизма и веры в неисчерпаемые возможности науки. Пророчески звучит заключительная фраза книги: «В конце концов мы обязательно узнаем, каким образом термиты ощущают магнитное поле Земли и почему они на него реагируют, но *к этому времени уже наверняка будут открыты новые, не менее загадочные чувства»* (курсив мой — *К. С).*

Проф. К. В. Судаков

ГЛАВА 1
Понятливые животные

Мы живем в мире, границы которого определены возможностями наших органов чувств, и на протяжении столетий мы полагали, что этот мир — единственный. Но, подобно тому как исследователи и путешественники XV и XVI столетий показали, что границы мира и Вселенной простираются гораздо дальше, чем можно себе представить, биологи XX века доказали существование других сенсорных миров, очень многообразных и совершенно отличных от нашего. Нам известно теперь, что существуют звуки, лежащие за пределами восприятия нашего слуха, а если мы не воспринимаем их, это вовсе не значит, что их нет; кроме того, существуют недоступные для нас запахи и световые лучи, а также чувства, которыми мы не обладаем.

Каждый, кто держал домашних животных, знает, что их чувства часто бывают острее наших. Собаки улавливают запахи несравненно более слабые, чем те; которые воспринимает человек, а кошки различают дорогу при таком «освещении», которое мы назвали бы кромешной тьмой. В подобных случаях животные пользуются органами чувств, почти не отличающимися от наших, но эти органы более чувствительны. Мир их ощущений ярче, а в некоторых отношениях и шире нашего. Его границы раздвинуты, поскольку животные способны воспринимать свет, звуки и запахи, которые не воспринимает человек. Человек может уловить звуки не выше 20 000 Гц, собаки же улавливают частоты до 40 000 Гц, и их можно научить отвечать на «немой» свисток Гальтона. Мы не слышим высоких звуков этого свистка, собака же реагирует на них немедленно.

Все эти различия лишь количественные, однако существуют чувства, которые человек даже не может себе представить; они как бы добавляют новое измерение к миру, ограниченному для нас нашими традиционными пятью чувствами. Как мы можем, например, по-настоящему понять, что некоторые рыбы или термиты «ощущают» магнитные поля, когда порой даже люди не в состоянии понять друг друга? Человек, не различающий цвета, не способен оценить живопись; глухой не может наслаждаться музыкой; как же человеку с нормальными чувствами объяснить им, что такое звук и цвет?

Если нам так трудно проникнуть в глубины сознания другого человека, чтобы увидеть вещи его глазами, то насколько же труднее увидеть мир посредством чувств мухи, летучей мыши

или ската; однако до тех пор пока мы не сможем понять характер мира, в котором обитает животное, изучение его поведения будет бесплодным.

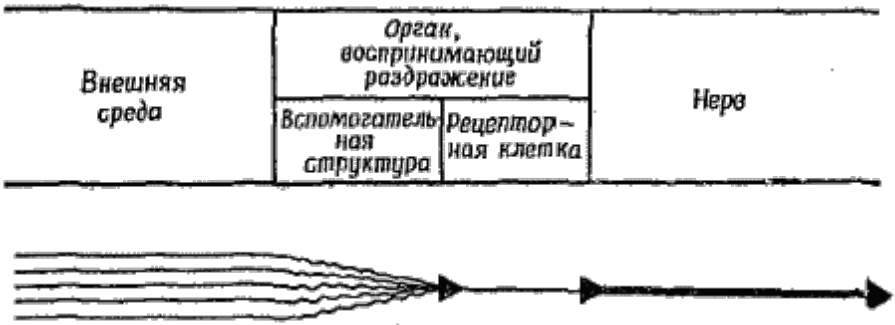
В следующих главах рассказывается о том, как животные различными способами используют чувства, которыми они наделены, в своей повседневной жизни: при отыскании пищи, убежища и особи противоположного пола или для того, чтобы спастись от врагов; о том, как органы чувств животных используются для сбора необходимой информации. Другими словами, мы увидим различные миры, в которых обитают животные, или, точнее, увидим, как животные реагируют на различный характер окружающей их среды. Среда, в которой обитает животное, представляет собой сумму всех действующих на него внешних влияний — тех влияний, которые должны регистрироваться его органами чувств.

Прежде чем исследовать различные миры, в которых обитают животные, необходимо объяснить, какую роль играют органы чувств в жизни животных, и рассмотреть методы, применяемые исследователями при изучении этих чувств. В самом упрощенном виде поведение животного можно представить в виде диаграммы, показанной на фиг. 1.

Фиг. 1. Схема организации простейшего поведенческого акта животного

Органы чувств воспринимают из внешнего мира информацию, или сигналы, в форме энергии — такой, как свет или звуковые колебания. Полученная информация кодируется и передается по нервам в головной мозг, или центральную нервную систему. Ученые обычно предпочитают пользоваться последним термином, поскольку у многих примитивных животных нет характерного скопления нервных клеток, которое можно было бы назвать головным мозгом, и даже у более высокоорганизованных животных определенная информация обрабатывается в спинном мозгу, так и не доходя до головного.

В центральной нервной системе эта информация особым образом «сортируется» и сопоставляется с информацией, полученной от других органов чувств и из памяти. Затем принимается решение о том, как следует действовать в ответ на полученные сведения об окружающей среде. Для выполнения этого решения к мышцам по нервам посылаются импульсы. В результате такой последовательности операций животное либо изменяет окружающую его среду, либо, как правило, передвигается в новые, более благоприятные условия. Так, мокрица перебирается из сухого места во влажное — под камень или под бревно, а выпущенная на лужайку мышь поспешно прячется в траву. Восприняв неблагоприятные сигналы, оба животных изменяют свое местоположение таким образом, чтобы из окружающей их среды эти сигналы больше не поступали. Органы чувств животного и его среду можно рассматривать в их взаимосвязи как непрерывно действующую саморегулирующуюся систему, предназначенную для обеспечения животному наиболее благоприятных условий. Это является важным моментом для последующего изложения. О двух частях упомянутой выше системы — органах чувств и поведении — пойдет речь далее. Работа органов чувств разбирается подробно; функционирование же центральной нервной системы (в той степени, в какой оно нам известно) и работа мышечной системы лежат за пределами нашей темы. Главная задача книги — описать целостное поведение животного в связи с работой его органов чувств. Основные особенности структуры и механизма функционирования последних представлены на фиг. 2.



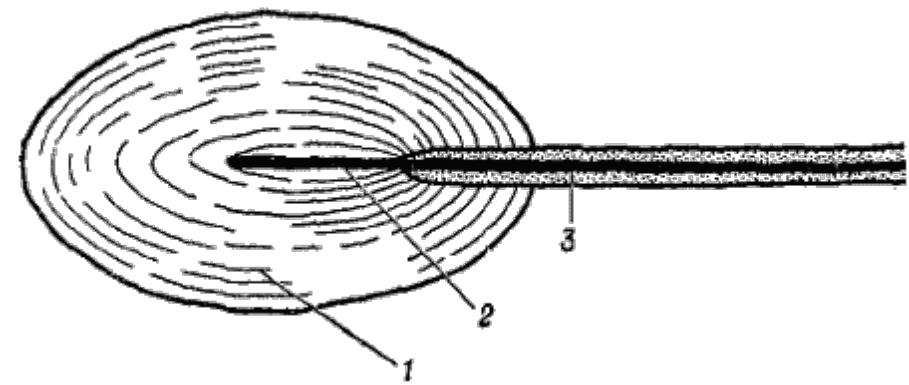
Фиг. 2. Общая схема структурной организации органа чувств

Каждый орган чувств получает из окружающей среды энергию в той или иной форме. Имеются два основных типа органов чувств или рецепторов: контактные и дистантные. К первым относятся органы вкуса и прикосновения; они получают сигналы от объектов, находящихся в контакте с телом животного. Дистантные рецепторы, такие, как глаза, уши и нос, собирают сигналы, которые могут быть ослаблены в результате того, что этим сигналам приходится преодолевать некоторое расстояние, а поэтому необходимо, чтобы органы чувств собрали и модифицировали их. В органах чувств информация превращается в серии нервных импульсов. Такой процесс называется преобразованием; в качестве наглядного примера можно привести преобразование звуковой энергии в электрическую, происходящее в головке микрофона. Под очень незначительным давлением звуковых волн слой угольного порошка в микрофонной головке уплотняется; по мере уплотнения электрическое сопротивление угольного слоя падает, и через него начинает проходить более сильный электрический ток. Биологические преобразователи — рецепторные клетки в органах чувств — почти так же преобразуют энергию внешней среды в электрическую. Раздражение рецепторной клетки создает электрический ток — рецепторный потенциал, который распространяется к нервному волокну и порождает мощный нервный импульс.

Почти все, что мы знаем о биологическом преобразовании, было получено при изучении простой рецепторной клетки, названной тельцем Пачини, которая чувствительна к давлению или изгибу. Пачиниевы тельца обнаружены во многих частях тела: в коже, мышцах и суставах. Мы не ощущаем их работы, но они постоянно измеряют давление и натяжение в различных частях нашего тела. Пачиниевы тельца особенно удобно использовать в экспериментах, потому что они достаточно

крупные и легко отделяются от окружающей ткани. Легче всего их обнаружить в брыжейке, которая представляет собой очень тонкий прозрачный листок брюшины, фиксирующий кишечник к стенке брюшной полости. Пачиниевы тельца вместе с отходящими от них нервными волокнами можно вырезать из брыжейки и сохранить живыми в течение нескольких часов; при этом они будут реагировать на давление так же, как если бы они оставались в организме.

Тельце Пачини имеет форму луковицы длиной 1 мм и толщиной 0,5 мм (фиг. 3). Эта луковица образована слоями ткани, окружающей тонкое окончание нервного волокна. При действии на луковицу слабого давления она слегка изгибается и возникает серия нервных импульсов. Если удалить все слои луковицы, нервные импульсы все еще будут регистрироваться; это означает, что преобразование энергии происходит в нервном окончании, расположенном в центре луковицы. Осторожно изменяя степень изгиба и одновременно регистрируя последовательность нервных импульсов, исследователи обнаружили, что чем сильнее изгибается пачиниево тельце, тем больше частота нервных импульсов. Итак, центральная нервная система получает информацию о сжатии и напряжении тканей организма с помощью простого кода: число поступающих в каждую секунду нервных импульсов соответствует степени давления, испытываемого рецепторной клеткой.



Фиг. 3. Схематическое изображение тельца Пачини

Изолированное нервное окончание глубоко входит в луковицу, состоящую из тонких слоев ткани. Оказываемое на луковицу давление изгибает нервное окончание, в результате чего в нервном волокне возникает серия импульсов. 1 — луковица; 2 — нервное окончание; 3 — нервное волокно.

В результате многочисленных экспериментов были разрешены некоторые загадочные аспекты процесса, при помощи которого давление, оказываемое на пачиниево тельце, преобразуется в нервные импульсы. Мы располагаем достаточно ясной картиной этого процесса преобразования, хотя и не понимаем до конца, как он осуществляется. Можно провести аналогию между рецепторной клеткой и микрофоном. В нервном окончании тельца Пачини, как и в других рецепторных клетках, имеется постоянный электрический заряд, который меняется по мере деформации мембраны, покрывающей окончание нерва.

Этот постоянный заряд сенсорной клетки обусловлен различными концентрациями ионов (заряженных атомов или молекул) по обе стороны мембраны. На внешней поверхности мембраны концентрация положительных ионов больше, благодаря чему внешняя поверхность клетки оказывается заряженной положительно по отношению к внутренней. Когда клеточная мембрана деформируется, она как бы «дает течь», и положительные ионы устремляются внутрь, инвертируя при этом электрический заряд клетки. Не известно, каким именно образом свет, тепло, давление, химическая или другие формы энергии вызывают такой эффект, но в результате измененный заряд, т. е. рецепторный потенциал, распространяется по поверхности рецепторной клетки и, если он достаточно велик, порождает в связанном с ней нервном волокне «взрывной» импульс. После этого мембрана клетки вновь «запирается» и восстанавливается начальная разница в концентрации ионов.

Прежде чем сможет реализоваться какое-либо одно из этой последовательности событий, энергия из окружающей среды должна достичь рецепторной клетки. На пути к клетке она изменяется с помощью вспомогательных образований, таких, как хрусталик или зрачок глаза. Часть энергии отфильтровывается, т. е. уже с самого начала животное отбирает информацию из ошеломляющего множества бомбардирующих его сигналов. Например, на ярком свету зрачок сокращается, количество входящего в глаз света уменьшается, и глаз не слепнет; хрусталик же фокусирует свет на рецепторных клетках сетчатки, благодаря чему детализируется передаваемая ими в мозг информация.

Другая важная функция фильтрующего механизма — выбор того вида энергии, который следует пропустить к рецепторам, поскольку рецепторные клетки чувствительны не к какому-то одному определенному виду энергии, а ко многим разным ее видам. В результате деятельности хрусталика и других структур глаза лишь свет имеет возможность стимулировать рецепторные

клетки сетчатки, поскольку мозг способен воспринимать от глаза только зрительную информацию. Простой способ «обмануть» мозг — это надавить пальцами на глаза: давление стимулирует рецепторные клетки сетчатки, мозг интерпретирует его как свет, и мы видим яркие пятна.

Ученых тоже сбивала с толку чувствительность сенсорных клеток к различным видам энергии. У скатов (относящихся к классу хрящевых рыб, поскольку их скелеты построены из мягкого хряща, а не из твердой кости) имеются чувствительные органы, названные по имени открывшего их исследователя ампулами Лоренцини. Тщательные эксперименты показали, что эти органы, расположенные в особых ямках, реагируют на давление и температуру. В качестве рецепторов давления они должны были бы воспринимать волны давления в воде, но, казалось, нет никакого смысла иметь температурные рецепторы, расположенные так глубоко в коже. В конце концов обнаружили, что у этих рецепторов совершенно другая функция. Они чрезвычайно чувствительны к электрическому току и сравнительно мало чувствительны к давлению или температуре — раздражителям, которые как раз и создают побочные эффекты, подобные вспышкам света, вызванным надавливанием на глазные яблоки. Функция ампул Лоренцини и других электрочувствительных органов обсуждается более подробно в гл. 11.

Сенсорные органы низкоорганизованных животных (таких, как дождевые черви, морские анемоны) и органы чувств млекопитающих, а также птиц различаются главным образом сложностью вспомогательных структур. Сложная структура глаза, уха и других органов у высших животных повышает чувствительность этих органов, сужая круг поступающих к ним видов энергии, в результате чего каждый орган воспринимает лишь какую-то небольшую часть окружающего мира, но зато анализирует ее очень тщательно. Восприятие тонких деталей может делать поведение животного гораздо более сложным. Дождевой червь при помощи своих простых светочувствительных органов способен лишь отличить сильный свет от слабого, и его единственная реакция на этот раздражитель — движение к источнику света или в обратном направлении. Сравните его с человеком, который может видеть трехмерный движущийся многоцветный мир образов и изменять свое поведение в ответ на отдельный образ или систему образов.

В качестве первого шага в изучении чувств животного проще всего понаблюдать за ним, чтобы примерно представить себе, какими чувствами оно пользуется. У кошки большие глаза,

зрачки которых ночью расширяются; это дает основание предположить, что она хорошо видит при слабом свете. У крота же глаза напоминают булавочные головки; поэтому можно полагать, что он пользуется какими-то другими чувствами для ориентировки в окружающем его внешнем мире. Следующий шаг — наблюдать за животным в строго определенных условиях, а затем, изменяя эти условия, проследить, как оно будет реагировать на изменение; таким образом у нас составится представление о поведении животного в связи с окружающей его средой. Подобные тесты дают начальную информацию о поведении сравнительно примитивных животных и закладывают основы для изучения более сложного поведения высокоорганизованных животных.

Нетрудно наблюдать, как некоторые животные реагируют на особенности окружающего их мира: освещенное окно привлекает ночных бабочек, а открытая пища привлекает мух (хотя подобные наблюдения почти ничего не говорят о природе этого явления). Для изучения реакций сравнительно примитивных животных достаточно простейших тестов, поскольку у этих животных центральная нервная система развита очень слабо, а поведение весьма несложно и жестко определено. Их реакции на какое-либо раздражение, поступающее из внешней среды, стандартны и неизменны. Но даже такое простое поведение позволяет животному удовлетворять все свои потребности: выбирать наиболее благоприятные в смысле температуры и влажности условия, находить пищу и партнера для спаривания.

Среди сравнительно примитивных животных определенный интерес представляют мокрицы, принадлежащие к членистоногим (Arthropoda); к этой группе относятся насекомые, пауки, скорпионы, креветки, раки, крабы, водяные блохи и многие другие животные. Среди них самые близкие к мокрицам формы — это креветки, крабы и водяные блохи, относящиеся к классу ракообразных. Большинство ракообразных живет в воде, но некоторые, в частности мокрицы, перешли к наземному образу жизни. Твердый наружный покров мокрицы в отличие от других живущих на суше членистоногих — насекомых, пауков и скорпионов — водопроницаем. Если мокрицу поместить в сухое место, она быстро высохнет и погибнет. Неудивительно поэтому, что мокрицы предпочитают влажные места и их обычно можно отыскать под камнями или под трухлявой корой мертвых деревьев.

Поведение мокрицы, связанное с поисками влажной среды, легко продемонстрировать с помощью простого опыта. Тарелку делят на влажную и сухую половины, поместив в нее два

неглубоких лоточка: один — с поглощающей воду серной кислотой, а другой — с водой. На лоточки ставят сетчатый пол, и мокрицам предоставляется возможность передвигаться по этой арене. Очень скоро все они собираются на влажной стороне тарелки. Механизм такого ответа называется *кинезом;* кинез — это реакция на какой-либо раздражитель, проявляющаяся в беспорядочном движении. Животное совершает случайные движения до тех пор, пока не прекратится действие раздражителя, тогда животное останавливается. Именно так ведут себя мокрицы. Они чувствительны к влажности окружающего их воздуха: когда он сухой, мокрицы двигаются; когда он влажный, они останавливаются и таким образом оказываются во влажной половине тарелки или — в естественных условиях — под камнем или корой.

При более сложных формах кинеза животное движется по прямой линии, пока находится в благоприятных условиях; попав же в условия менее благоприятные, оно начинает двигаться по кругу. Если при таком круговом движении животное снова попадает в более благоприятные условия, оно вновь начинает двигаться прямо. Такое поведение наблюдается у некоторых насекомых, но этот процесс, по-видимому, случаен, так как они не могут определить, откуда приходит благоприятный сигнал. По-видимому, такое поведение не связано с ощущением цели, которое есть, например, у ночной бабочки, летящей на свечу. (Очевидно, неправильно говорить о цели при описании такого механического поведения, так как это означало бы, что ночная бабочка сознательно совершает свои действия; однако для каждого, кто сравнивает поведение этих двух животных, именно это слово лучше всего характеризует различия, наблюдаемые между беспорядочными передвижениями мокрицы и прямолинейным полетом ночной бабочки.)

Поведение ночной бабочки, летящей к свету, называется *таксисом;* это форма простого поведения, при котором животные в своих действиях руководствуются более сложной системой органов чувств. В данном случае животное выбирает направление, сравнивая силу раздражителей, воздействующих на левую и правую стороны его тела. Оно может сравнивать их косвенно, попеременно поворачиваясь то в одну, то в другую сторону, или прямо — сравнивая раздражители, воспринимаемые одновременно обоими парными органами, такими, как глаза или уши, расположенными по обе стороны головы. Если стимул благоприятный, животное поворачивается в ту сторону, которая подвергается более сильному воздействию, до тех пор пока не окажется напротив источника раздражения. Такое движение

выравнивает силу воздействия раздражителя с обеих сторон, и животное начинает двигаться прямо к этому источнику. Если же стимул оказывается неблагоприятным, животное поворачивает в противоположную сторону.

Более тонким методом изучения чувствительности сенсорных органов служат опыты с условными рефлексами, представляющими собой простую форму обучения. Этот метод получил известность благодаря экспериментам И. П. Павлова на собаках. Павлов изучал физиологические механизмы регуляции секреторной активности пищеварительных желез. Когда мясо попадает в рот собаки, оно автоматически вызывает выделение слюны, которая смачивает пищу во рту, что облегчает проглатывание; это полностью рефлекторный акт, не подчиняющийся произвольному контролю. Павлов, однако, обнаружил, что собаки вскоре начали выделять слюну до получения пищи, научившись узнавать различные действия экспериментатора, которые предшествовали кормежке. Затем он научил своих собак выделять слюну «по команде»; для этого каждая кормежка сопровождалась звоном колокольчика; через некоторое время собаки стали выделять слюну в ответ на звук колокольчика, даже если им не давали никакой пищи. В этом и заключается суть условных рефлексов, которые свойственны не только собакам, но и людям: безусловный рефлекс (пища во рту → выделение слюны) вызывается необычным стимулом (звуком колокольчика, запахом или видом пищи) благодаря установлению временной связи с этим стимулом. Когда связь становится прочной, условнорефлекторная реакция возникает без применения безусловного раздражителя.

По этой причине условные рефлексы чрезвычайно полезны при изучении возможностей органов чувств. Животное можно научить отвечать на различные стимулы, которые не связаны с безусловнорефлекторным поведением. Если, например, собака обучена ассоциировать свисток с пищей, можно, используя свисток Гальтона для получения все более и более высоких звуков, определить максимальную высоту звуков, которые способна слышать собака: как только звуки станут слишком высокими и она перестанет их слышать, выделение слюны прекратится.

Самый простой опыт с условным рефлексом можно поставить на дождевом черве, которого заставляют проползать по трубочке, заканчивающейся Т-образным разветвлением. Если раздражать червяка электрическим током каждый раз, когда он поворачивает направо, то в конце концов он научится поворачивать всегда только налево от Т-образной развилки. Таким образом было

установлено, что дождевые черви могут различать правую и левую стороны.

Более сложные эксперименты дают гораздо более подробную информацию о способностях животных. В гл. 6 описываются опыты по изучению цветового зрения пчел. В результате многочисленных экспериментов, в которых у пчел вырабатывалась условная связь между определенным цветом и наличием пищи, оказалось возможным точно определить, какие цвета способны различать пчелы.

Всего лишь двадцать лет назад наши знания о работе органов чувств основывались главным образом на результатах опытов с условными рефлексами, но метод условных рефлексов обладает рядом недостатков. Он требует чрезвычайно больших затрат времени. Чтобы определить максимальную высоту звуков, которые могут слышать собаки, необходимо исследовать целый ряд животных, причем каждое по нескольку раз, но даже и тогда нельзя быть уверенным, что сделанный нами вывод правилен. Считалось, что у морских свинок плохой слух, поскольку у них трудно было выработать условный рефлекс на звук. Теперь известно, что морские свинки слышат очень хорошо, но их реакция на звук проявляется в том, что они замирают; именно поэтому и казалось, что подопытные животные никак не реагируют на звуковые раздражители. Таков еще один недостаток метода условных рефлексов, который следует постоянно учитывать. Органы чувств животного могут реагировать на определенный сигнал, но на поведении животного это может и не отразиться. Сейчас разработаны методы, позволяющие непосредственно прослушивать сообщения, передающиеся по нервам от органов чувств.

Метод «перехвата» сообщений, идущих по нервным волокнам, был разработан около сорока лет назад. Он во многом напоминал метод подслушивания телефонных разговоров. Один электрод попросту втыкали в тело животного — так сказать, заземляли, — а второй соединяли с нервным волокном. Отводимый ток можно было усилить и подать в громкоговоритель, так что каждый импульс прослушивался как щелчок или наблюдался в виде следа на экране осциллоскопа. С помощью электродов исследователь получал возможность изучать сенсорный орган, воздействуя на него самыми различными стимулами в относительно короткое время, но и этот метод имел определенные недостатки. Идущие по нерву сообщения характеризуют сенсорный орган в целом, поскольку отдельный нерв состоит из сотен волокон, каждое из которых несет свою информацию. Отдельные сенсорные клетки удавалось исследовать только в том случае, если они лежали

изолированно, как, например, тельца Пачини. Позднее были изготовлены чрезвычайно тонкие микроэлектроды, с помощью которых стало возможным регистрировать информацию, идущую по отдельным нервным волокнам. Вводя микроэлектроды в рецепторную клетку, регистрировали даже электрический заряд, распространяющийся через ее мембрану и запускающий нервный импульс.

Органы чувств изучают не только с помощью микроэлектродов, но также и с помощью электронного микроскопа, в котором роль световых лучей, используемых в обычном микроскопе, играет пучок электронов. При этом можно получить очень большие увеличения, позволяющие различать тонкую структуру сенсорных и нервных клеток, а затем сопоставить структурные особенности клетки с электрическими явлениями, регистрируемыми при помощи микроэлектродов. Микроэлектроды и электронный микроскоп произвели революцию в изучении органов чувств и сенсорных клеток. Исследования с помощью такой сложной аппаратуры показали, например, несостоятельность прежней теории функционирования сложных глаз насекомых (гл. 6).

Каждый год приносит новые достижения, и научные журналы настолько переполнены новой информацией, что всю ее трудно «переварить». В сущности возникла опасность за деревьями не увидеть леса. Такое может случиться, если исследователь, собирающий многочисленные данные о работе различных частей какого-либо сенсорного органа, не имеет достаточно полного представления о функции этого органа в целом. Еще хуже то, что функции сенсорного органа изучаются в отрыве от естественных условий. Вместо того чтобы изучать целый организм, исследуют только маленькую его часть. Между тем реакции этой части связаны не с окружающей средой, а с неким источником света или с искусственно генерируемым звуком чистого тона. Перехватывая информацию, идущую от сенсорных органов, вблизи ее источников, мы узнаем о том, как реагируют эти органы, а не о том, как воспринимает данный раздражитель животное. В свое время, например, было показано, что глаза камчатского краба чувствительны к свету, но никто не доказал, что краб действительно реагирует на свет или что свет изменяет его поведение.

Биологам, работающим в этой области, хорошо известны указанные недостатки и необходимость дополнять микроскопические методы исследованием поведения животных. Нельзя пренебрегать изучением органов чувств и важными концепциями об их функционировании, возникающими в стенах

лабораторий, но мы должны последовать за животными в естественную среду их обитания. Ведь животное видит не источник света — оно видит окружающий его пейзаж, из которого ему необходимо отобрать нужные образы, определяющие его поведение. Тщательно наблюдая за животными в естественной обстановке и сопоставляя поведение этих животных с результатами лабораторных исследований их сенсорных органов, мы увидим, какую практическую пользу извлекают животные из той информации, которую доставляют им органы чувств, в каком мире они живут и почему ведут себя так, а не иначе.

Некоторые из этих данных приведены в следующих главах. Книга не претендует на рассмотрение всех чувств, а поэтому после описания механизма функционирования какого-либо сенсорного органа дается всего лишь несколько примеров, в которых более подробно показано, как животные используют разнообразную информацию, приходящую из окружающего мира, для выполнения различных задач: поиска своего дома и пищи или спасения от врагов.

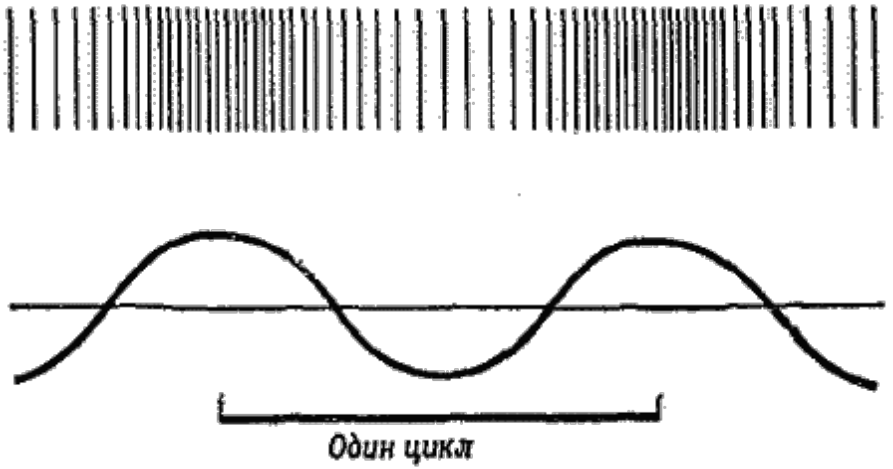
Очень часто животные пользуются информацией, которая лежит за пределами мира наших чувств и которую можно обнаружить только с помощью очень сложной аппаратуры. Это делает исследование более трудным, но и более интересным, поскольку перед нами открываются такие секреты природы, о которых еще несколько лет назад мы и не подозревали.

ГЛАВА 2
Тревожно прислушиваясь…

Прежде чем описывать механизмы функционирования уха, необходимо дать ясное представление о том, что такое звук. *Звук* представляет собой процесс распространения энергии в какой-либо среде, причем сама среда не движется. Звук может распространяться через твердую среду, такую, как кирпичная стена, и частицы кирпича не перемещаются при этом от одной стороны стены к другой, но они обязательно колеблются по мере прохождения звуковой волны.

Стоит лишь ударить рукой по струнам гитары или по камертону, как они начинают колебаться. Вибрирующая струна передает колебания частицам окружающего воздуха, а они в свою очередь — соседним частицам, создавая таким образом серию чередующихся сжатий и разрежений с усилением и ослаблением давления воздуха. Эти движения частиц графически изображаются в виде последовательности волн, вершины которых соответствуют сжатиям, а впадины между ними — разрежениям. Скорость движения этих волн в данной среде и есть скорость звука. В воздухе на уровне моря звук распространяется со скоростью около 1200 км/ч, а о самолетах, которые летают быстрее, говорят, что они преодолевают звуковой барьер. На больших высотах, где воздух разрежен, скорость звука падает, и самолеты преодолевают звуковой барьер на значительно меньшей скорости, чем 1200 км/ч. Напротив, в более плотной среде, например в воде, звук распространяется — быстрее, а в скале — еще быстрее.

Число волн, проходящих в секунду через какую-либо точку пространства, называется *частотой звуковых колебаний.* Обычно частоту колебаний (высоту звука) выражают в герцах (1 Гц соответствует одному колебанию в секунду). Высокими звуками мы называем звуки с высокой частотой колебаний, а низкими — звуки с низкой частотой. Расстояние между двумя соседними вершинами или впадинами называется *длиной волны.* Легко видеть, что с уменьшением длины волны частота колебаний, или число волн в секунду, будет увеличиваться (фиг. 4).



Фиг. 4. Схематическое изображение звуковых волн (представьте, что волны распространяются поперек этой страницы)

Звуковые волны представляют собой попеременные сжатия и разрежения среды, в которой они распространяются, причем частицы этой среды не передвигаются вместе со звуком. Внизу приведено условное изображение одного цикла звуковых колебаний (одной звуковой волны). Частотой звука называется количество волн, проходящих через некоторую точку в течение одной секунды. Расстояние между вершиной и основанием полуволны соответствует амплитуде звука и характеризует его громкость.

Ухо человека или какого-либо животного воспринимает звук лишь в ограниченном диапазоне частот или длин волн. Волны давления с частотой ниже 20 Гц не воспринимаются нашим ухом как звуки, а ощущаются как вибрации. Вместе с тем колебания с частотой выше 20 000 Гц (так называемые *ультразвуковые)* также недоступны нашему уху. Ультразвуки не обладают никакими особыми свойствами; это просто удобный термин для обозначения звуков, слишком высоких для уха человека. Некоторые животные могут слышать звуки, частота которых гораздо больше 20 000 Гц; биологическое значение такого ультразвукового слуха будет обсуждаться в гл. 4.

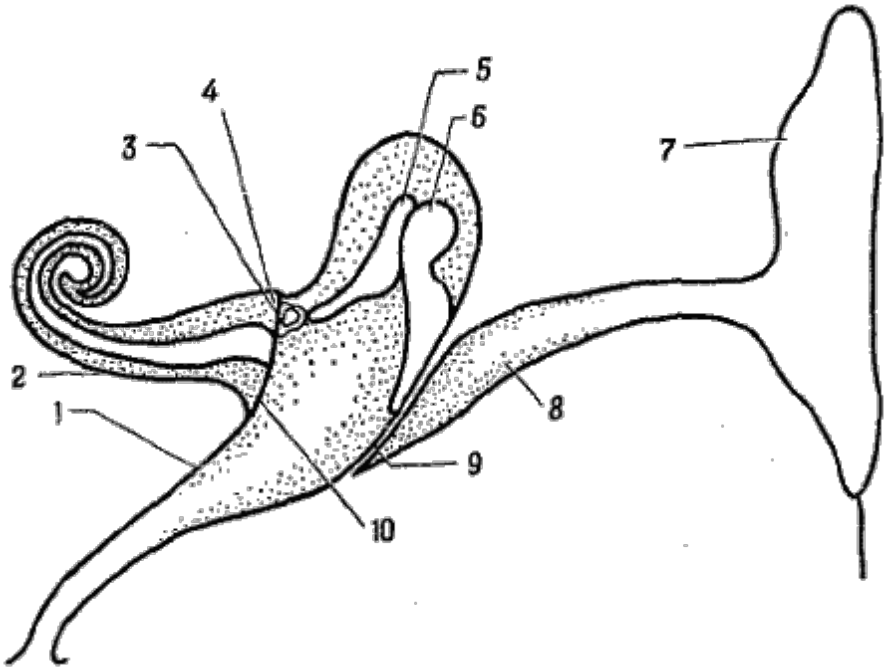
Верхняя граница слуха у различных людей не одинакова, и обычно дети могут слышать более высокие звуки, чем взрослые. В качестве примера приведем рассказ о маленьком четырехлетнем мальчике, который ночью разбудил своих родителей, устроив большой переполох. Поскольку он редко просыпался по ночам,

родители решили выяснить, в чем дело. Судя по рассказу мальчика, по комнате что-то летало, издавая писк. Ничего не обнаружив, родители попытались успокоить ребенка, но он еще больше разволновался и упорно настаивал на том, что в комнате что-то есть. Вдруг ребенок закричал, что *оно* снова начало пищать; чтобы успокоить мальчика, родители стали обыскивать каждый уголок комнаты и через некоторое время обнаружили летучую мышь, прицепившуюся к одной из занавесок. Мальчик слышал ее писк, а его родители — нет.

Следует отметить, что в данном случае летучая мышь посылала отнюдь не ультразвуковые импульсы, используемые для эхолокации (гл. 4). Это был обычный писк, которым пользуются мыши для общения друг с другом. Приведенный рассказ ясно показывает, что мы не можем допустить даже мысли, будто один человек воспринимает те же звуки, запахи или зрительные сигналы, что и другой. И когда мы изучаем животных, необходимо четко представлять, что диапазон их восприятия мира совершенно отличен от нашего.

Другой характеристикой звуковых волн является *интенсивность,* или *громкость звука,* которую определяют по расстоянию от пика или впадины волны до средней линии (фиг. 4). Интенсивность служит также и мерой энергии звука.

Звуковые волны, порожденные вибрирующей струной гитары, камертоном или каким-либо другим источником, собираются наружным ухом, или ушной раковиной (фиг. 5,7), и направляются по слуховому проходу к барабанной перепонке. Она представляет собой мембрану диаметром 1 см, которая колеблется, когда о нее ударяются звуковые волны, и служит, таким образом, первым звеном преобразователя. Эти колебания усиливаются и передаются к рецепторным клеткам внутреннего уха с помощью среднего уха.



Фиг. 5. Схематическое изображение уха человека

Ушная раковина собирает звуковые колебания и передает их по слуховому проходу к барабанной перепонке. Оттуда они передаются с помощью трех ушных косточек — молоточка, наковальни и стремечка — к овальному окну улитки. В улитке звуковые волны превращаются в нервные импульсы. Евстахиева труба, соединяющая среднее ухо с ротовой полостью, выравнивает давление воздуха по обе стороны барабанной перепонки. Для простоты на схеме не показаны полукружные каналы, являющиеся органами равновесия.

1 — евстахиева труба; 2 — улитка; 3 — стремечко; 4 — овальное окно; 5 — наковальня; 6 — молоточек; 7 — ушная раковина; 8 — слуховой проход; 9 — барабанная перепонка; 10 — круглое окно.

Среднее ухо представляет собой камеру, называемую *барабанной полостью,* в которой находятся расположенные друг против друга три небольшие косточки: *молоточек, наковальня* и *стремечко.* Основание молоточка расположено напротив барабанной перепонки и колеблется в соответствии с ее колебаниями. Эти колебания молоточка через наковальню передаются к стремечку, которое находится в отверстии *овального*

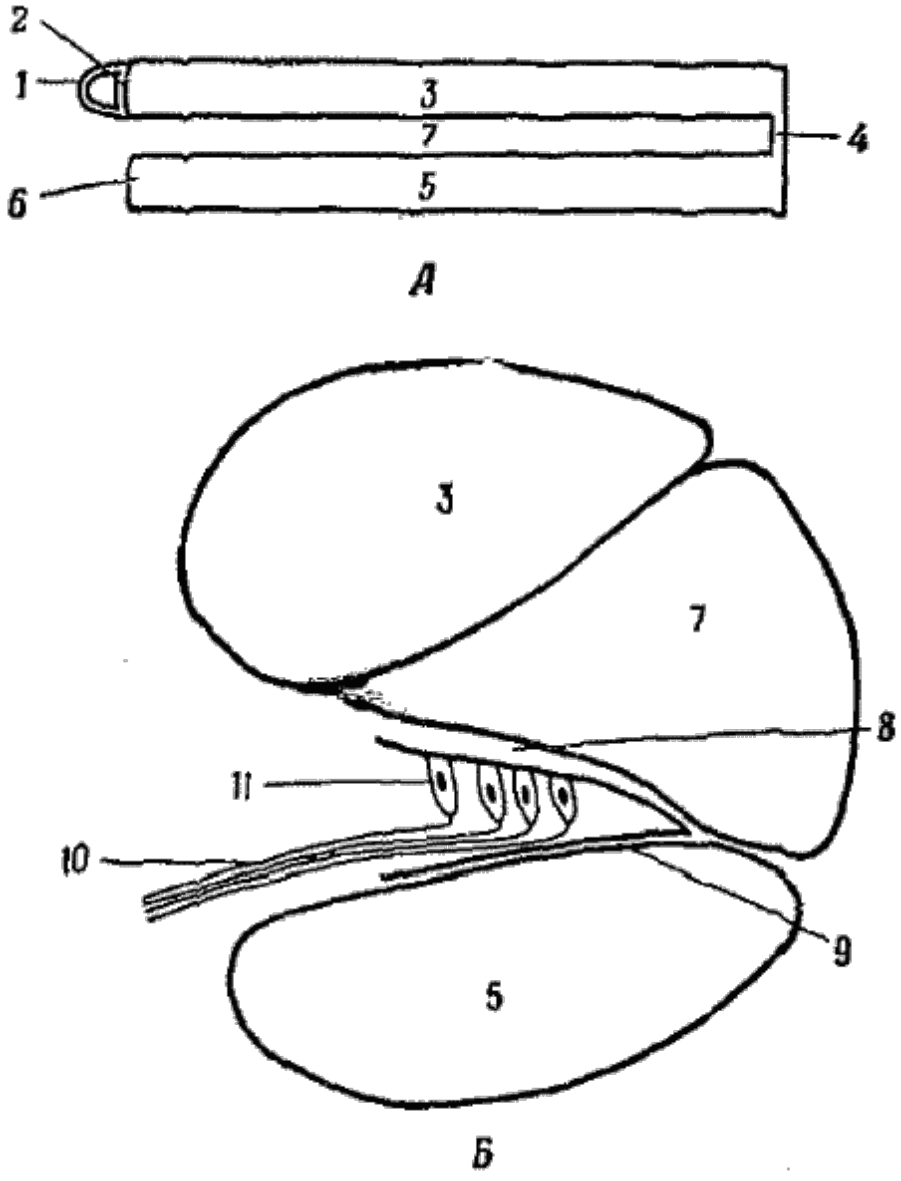
окна, ведущего во внутреннее ухо. Площадь овального окна в восемнадцать раз меньше площади барабанной перепонки, поэтому косточки среднего уха работают как усилитель, увеличивая давление, оказываемое на барабанную перепонку, в восемнадцать раз.

Чтобы предохранить внутреннее ухо от повреждения при усилении слишком громкого звука, к молоточку и наковальне прикреплены особые мышцы, которые, сокращаясь, отводят эти косточки от барабанной перепонки и овального окна. При этом звук может проходить во внутреннее ухо, но его интенсивность значительно ослабляется.

Внутреннее ухо состоит из двух заполненных жидкостью образований, находящихся внутри височной кости. *Полукружные каналы* служат органом равновесия, и поэтому при обсуждении слуха их можно не описывать. Под ними лежит *улитка,* представляющая собой трубку, свернутую в спираль. Строение улитки нагляднее всего можно представить, изобразив ее «раскрученной» (фиг. 6). Эта трубка длиной 31 мм разделена с помощью двух мембран — *вестибулярной* и *базилярной* — на три заполненных жидкостью параллельных канала: *лестницу преддверия, кохлеарный проток* и *барабанную лестницу.* Стремечко действует как поршень, и его колебания создают волны давления, которые распространяются вдоль по лестнице преддверия, проходят через узкую щель (helico-trema), расположенную на верхушке улитки, затем передаются в обратном направлении — по барабанной лестнице и в конце концов снова рассеиваются в пространстве среднего уха за счет выпячивания мембраны другого отверстия, *круглого окна.* Вестибулярная мембрана очень мягкая, и ее движения не играют никакой роли в восприятии звука, а базилярная мембрана твердая и колеблется вместе с волнами давления, распространяющимися по жидкости.

Уже ранние эксперименты показали, что базилярная мембрана играет очень важную роль в восприятии волн давления и преобразовании их в нервные импульсы. Непосредственно над ней лежит *покровная мембрана,* а между этими мембранами располагаются *волосковые клетки,* т. е. сенсорные клетки, от которых отходят нервные волокна. Если выпрямить и расправить базилярную мембрану, то она будет иметь вид трапеции и по форме весьма походить на ксилофон или на раму фортепьяно с натянутыми на нее струнами. При исследовании людей, глухих к определенным звукам, оказалось, что у них были повреждены некоторые участки базилярных мембран. Впервые это отметили при изучении болезни рабочих-котельщиков. У людей, которым в течение всей своей трудовой жизни приходилось ковать или

клепать металл, развивалась хроническая глухота к звукам тех же частот, что и шум, окружавший их целыми днями. Обнаружили, что очень громкий шум повреждал ту часть уха, которая наиболее чувствительна к этому шуму. Это привело к созданию теории о том, что волокна базилярной мембраны резонируют наподобие струн рояля. Предполагалось, что каждое волокно резонирует на определенной частоте и возбуждает соответствующую нервную клетку.



Фиг. 6.

***А**. Схематическое изображение улитки, «раскрученной» таким образом, чтобы показать основной путь распространения по ней звуковых волн. Эти волны передаются от стремечка по лестнице преддверия, далее к геликотреме, а затем по барабанной лестнице — в обратном направлении. Наконец они рассеиваются в полости среднего уха, куда передаются через круглое окно. **Б**. Поперечное сечение улитки, на котором показано расположение слуховых рецепторов.*

1 — стремечко; 2 — овальное окно; 3 — лестница преддверия; 4 — геликотрема; 5 — барабанная лестница; 6 — круглое окно; 7 — кохлеарный проток; 8 — покровная мембрана; 9 — базилярная мембрана; 10 — нервные волокна; 11 — волосковые клетки.

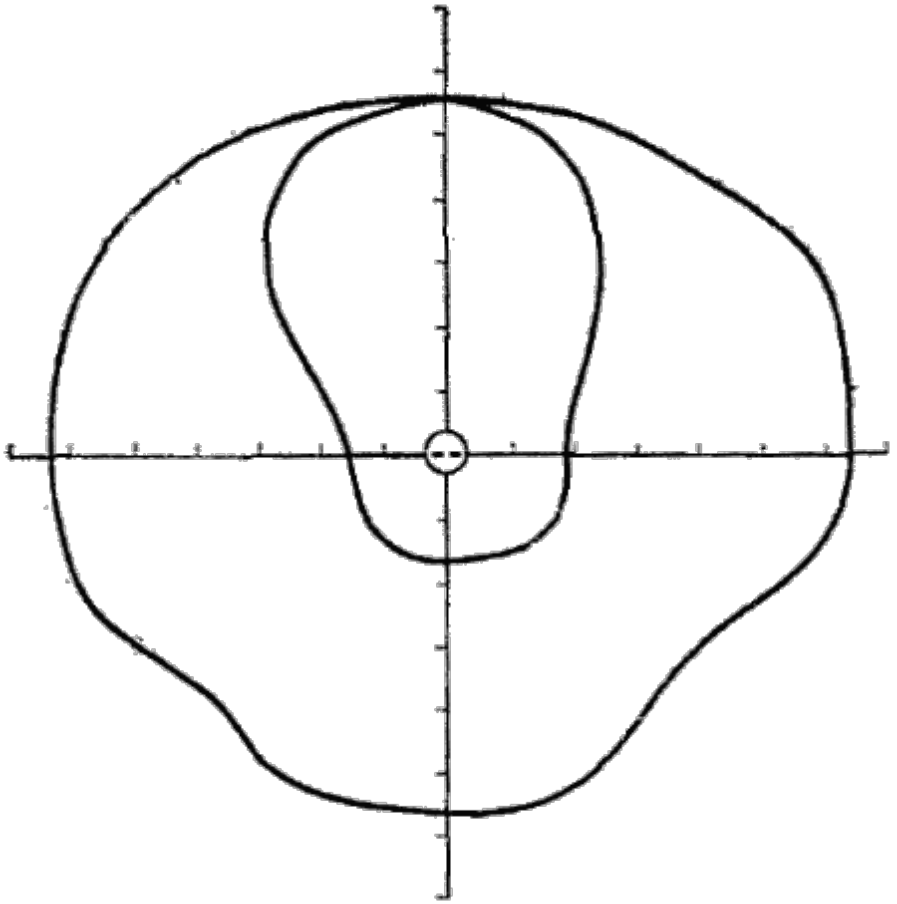
Однако эту теорию легко опровергли опыты с перерезкой волокон базилярной мембраны. Перерезанные очень острым скальпелем концы не отскакивали в стороны, а значит, волокна не были напряжены и, следовательно, не могли резонировать. Более близкая к истине, но и более сложная теория была разработана совсем недавно. В экспериментах использовали маленький поршень, помещенный на место стремечка. Движениями этого поршня можно было механически управлять таким образом, чтобы улитке посылались волны известной частоты. Амплитуда и скорость волн увеличивались по мере распространения их по улитке, пока не достигали максимума, и затем волны замирали. Амплитуда и скорость колебаний различной частоты, создаваемых поршнем, достигали максимума в различных местах базилярной мембраны. Высокочастотные колебания достигали максимума вблизи поршня, а низкочастотные — около вершины улитки, на другом конце мембраны. Это подсказало возможный прямой способ механического анализа частот при участии базилярной мембраны. Но анализ этот не прост, так как даже чистый тон одной частоты заставляет вибрировать значительный участок мембраны.

Во время этих экспериментов было обнаружено, что базилярная мембрана несет небольшой электрический заряд, сходный с зарядом, который несет нервное окончание в тельце Пачини. В отсутствие вибраций величина заряда постоянна, но, когда проходят волны давления, она начинает колебаться. Если надавить на базилярную мембрану, заряд увеличивается, а если мембрану приподнять, то он ослабевает. Такие изменения постоянного заряда возникают в результате изгибания волосковых клеток, когда колеблющаяся базилярная мембрана также заставляет их колебаться. Эти изменения заряда точно

соответствуют как по частоте, так и по амплитуде изменениям давления в жидкости улитки, которые создаются вибрирующим поршнем. Здесь происходит то же самое, что и в микрофоне и в пачиниевом тельце (гл. 1). Описанные выше меняющиеся заряды называются *кохлеарными микрофонными потенциалами* из-за их сходства с электрическими колебаниями в микрофоне. Они стимулируют нервные волокна, и таким образом возникают импульсы, которые направляются в мозг. Картина последовательных нервных импульсов, возникающая даже при действии чистого тона, очень сложна и не зависит явно от частоты этого тона. Вопрос о том, как мозг анализирует эти последовательные импульсы, выходит за рамки нашей темы, однако можно сказать, что любая информация, которую несут звуки, анализируется в мозгу с учетом той информации, которая продолжает поступать к органу слуха.

Ухо чувствительно не только к частоте и громкости звуков; оно может также определять, откуда приходят звуки. Такие животные, как олень или осел, имеющие подвижные ушные раковины, устанавливают местоположение источника звука, поворачивая их до тех пор, пока звук не станет возможно более громким. Этот же принцип используется при навигации по радиомаякам: приемная антенна поворачивается до тех пор, пока сигнал маяка не становится максимальным; в этом случае направление оси антенны совпадает с направлением, откуда приходят сигналы.

Стоит только понаблюдать за козой (фото 1) [1] кошкой или собакой, чтобы увидеть, как они пользуются своими ушными раковинами для улавливания звука. Если мимо поля, где пасется коза, проезжает машина, уши козы поворачиваются по кругу, прослеживая за движением машины по дороге. А когда приближается второй автомобиль, коза поворачивает одно ухо назад, чтобы сосредоточить внимание на обоих звуках сразу, и если двигатель одной из машин вдруг «выстрелит», коза запрядет ушами, защищаясь от шума.



Фиг. 7. Диаграмма, характеризующая теоретически рассчитанную чувствительность уха козы к звукам, приходящим с разных сторон

Если у козы удалена ушная раковина, коза почти одинаково слышит все звуки, с какой бы стороны они ни приходили. Ушная раковина делает ухо наиболее чувствительным к звукам, источник которых находится прямо против этой раковины. Шкала отградуирована в относительных единицах, характеризующих чувствительность уха.

Простой опыт с моделью уха козы показывает, как ушная раковина увеличивает способность животного более точно определять направление, в котором находится источник звука. Такая модель с вмонтированным в нее микрофоном устанавливается на вращающемся столике на некотором

расстоянии от источника звука. При вращении столика регистрируется сила тока, поступающего от микрофона. Результаты этих опытов представлены в виде диаграммы на фиг. 7. Ухо козы наиболее чувствительно к звукам, источник которых находится несколько сбоку от животного, и плохо воспринимает звуки, приходящие сзади.

В течение долгого времени ушные раковины человека наряду с аппендиксом приводили в качестве примера органов, потерявших свои первоначальные функции и сохранившихся лишь в качестве рудиментов. Считалось, что когда-то они были похожи на уши козы или оленя. Некоторые из нас все еще могут двигать ушами, но, конечно, не настолько хорошо, чтобы защищаться таким образом от неприятных звуков. Несколько лет назад было обнаружено, что ушные раковины человека не так бесполезны, как это казалось. Они, вероятно, не столь эффективны в качестве собирающих воронок, помогающих слышать слабые звуки, но играют важную роль в определении направления, откуда приходят звуки. В 1968 году были опубликованы результаты исследований, проведенных на людях; эти исследования служат хорошим примером того, как совсем простые тесты или наблюдения могут показать, что наши прежние представления, основанные часто лишь на предположениях, нередко оказываются совершенно неверными. Первыми шагами, которые направили нас по верному пути, были исследования, показавшие, что при деформации ушной раковины человеку становится трудно точно определять положение источника звука. Если бы ушная раковина служила просто коллектором звуков, наподобие слуховой трубки, то ее деформация привела бы только к ослаблению способности уха слышать очень тихие звуки; оказалось, однако, что ушная раковина предназначена еще и для каких-то других целей.

Первоначально возможности таких экспериментов были ограничены, поскольку ушные раковины человека можно деформировать лишь до известного предела, не рискуя вызвать необратимые повреждения. Кроме того, ушные раковины человека невозможно заменить ушными раковинами других конфигураций и оценить их эффект. Проблема была решена, когда изготовили модели ушных раковин человека с вмонтированными в слуховой проход микрофонами. Воспринятые такими моделями звуки передавались затем экспериментатору с помощью специальных наушников. Опыты показали, что хрящевые бугорки в наших ушных раковинах действуют подобно дросселям, задерживая звук, когда он входит в ухо. Величина этой задержки зависит от угла, характеризующего направление на источник звука. Оценивая

разницу во времени прихода звука к каждому уху, мозг способен определить местонахождение источника звука. Если этот источник расположен прямо впереди или сзади, звук приходит в оба уха одновременно; если он находится слева, то требуется больше времени, чтобы звук достиг правого уха, и т. д.

Существуют два других способа, с помощью которых животные определяют местонахождение источника звука; в зависимости от размеров головы и длины звуковой волны различные животные пользуются этими способами в большей или меньшей степени. Даже в отсутствие ушной раковины ухо обладает разной чувствительностью к звукам, приходящим с разных сторон (фиг. 7). Используя оба уха, можно определить местонахождение источника звука с помощью стереоскопического слуха, точно так же как определяется расстояние с помощью стереоскопического зрения. Положение источника звука оценивается на основе различной громкости звука в каждом ухе или времени его прихода в каждое ухо. Если частота звука превышает 15 кГц, голова служит для него своего рода препятствием, подобно волнорезу, на задней стороне которого звуковые волны отсутствуют. Вследствие этого ухо, расположенное ближе к источнику звука, регистрирует значительно более громкие сигналы, чем то, которое находится дальше от него. Кроме того, оценивается и разница во времени прихода звуковой волны к каждому уху. Если источник звука расположен на одинаковом расстоянии от каждого уха, то звуковая волна достигает обоих ушей одновременно. Если голова повернута всего лишь на 5° в сторону, разница во времени составляет 0,00004 с, а при повороте на 90° эта разница составит 0,0005 с. При наличии определенной разницы в громкости звука и во времени его прихода к ушам мозг способен уловить небольшие различия между сигналами, приходящими от каждого уха. Он может различать сигналы, отстоящие друг от друга во времени не менее чем на 0,0001 с, что представляет собой сравнительно большой временной интервал. Этот недостаток в какой-то степени корректирует дроссельная система, имеющаяся в наших ушах, или движения головы из стороны в сторону, в результате чего каждое ухо по изменению громкости звука может очень точно определять местонахождение его источника; точно так же поступает коза, когда двигает ушными раковинами. Но даже все эти приспособления не очень эффективны при определении местонахождения источника звука, и обнаружить его обычно помогает зрение.

Иначе обстоит дело у сипухи. До недавнего времени считалось, что совы охотятся исключительно с помощью зрения. У

них большие глаза и, по-видимому, достаточно хорошее зрение, чтобы они могли охотиться даже тогда, когда луна и звезды скрыты облаками. Проведенные в последние годы опыты показали, что на самом деле сипуха способна обнаруживать свою жертву с помощью одного только слуха, набрасываясь на движущуюся мишень с поразительной точностью. Опыты проводили в темной светонепроницаемой комнате. В первой серии экспериментов пол в комнате покрывали сухими листьями и выпускали туда мышь. Можно было слышать, как мышь пробирается сквозь листья и затем останавливается. Тотчас же было слышно, как сипуха покидает свой насест, и глухой звук возвещал о том, что она уже на полу. Когда в комнате включали свет, видели, что мышь в когтях у совы. Дальнейшие опыты показали, что сова попадала в цель гораздо чаще, чем промахивалась, а если и промахивалась, то мыши удавалось ускользнуть только чудом.

Однако без тщательной проверки эти опыты еще нельзя было считать доказательством того, что сова определяет местоположение жертвы по создаваемому мышью шуму. Хотя светонепроницаемость комнаты и лишала сову возможности пользоваться зрением, она могла обнаруживать мышь с помощью эхолокации, по запаху или теплу, излучаемому ее телом, так же как змеи обнаруживают тепло, излучаемое телами животных (гл. 10). Эти возможности были исключены в серии контрольных опытов, в которых по полу на веревочке протаскивали бумажный шарик. Сова так же уверенно бросалась и схватывала бумагу; следовательно, для обнаружения своей жертвы она пользовалась только слухом. Чтобы доказать это окончательно, мышь выпускали на голый пол, на котором она не производила никакого шума, и в этом случае сова оказывалась совершенно неспособной обнаружить ее.

Тем не менее эти эксперименты еще не доказывают однозначно, что сипухи охотятся только с помощью слуха. Их зрение в десять, а то и в сто раз лучше нашего, и вполне вероятно, что сипухи пользуются им, когда охотятся в сумерках или при свете луны. Если бы сипухи полагались только на зрение, то в облачные или безлунные ночи они оказались бы на голодном пайке; поэтому хороший слух служит им ценным запасным средством для обнаружения жертвы. Нельзя считать, что у всех сов такой же хороший слух или такое же хорошее зрение, как у сипухи. Домовый сыч и американская кроличья сова охотятся днем. Вряд ли они очень часто пользуются слухом, хотя в темноте они видят не лучше, чем мы с вами.

Способность сипухи и, как теперь известно, других

охотящихся ночью сов так точно определять местоположение своей жертвы по слуху отчасти обусловлена строением их уха. Ухо этих птиц построено по такому же принципу, что и наше, но улитка у них прямая, а не спиралевидная, и три косточки среднего уха заменены одной, называемой *колонкой;* кроме того, у птиц обычно отсутствуют ушные раковины. Таким образом, основной принцип строения одинаков, но ухо совы имеет определенные особенности, которые усиливают его чувствительность.

У сов большая барабанная перепонка, так что прилегающая к ней колонка передает значительное количество звуковой энергии к овальному окну улитки, размеры которого относительно малы. Поэтому давление звука усиливается теоретически в 40 раз, а не в 18, как в нашем ухе. У большинства птиц колонка примыкает к центру барабанной перепонки, а у сов она расположена несколько эксцентрично, что обеспечивает дополнительное усиление давления. Барабанную перепонку можно рассматривать как рычаг. «Точкой» опоры при этом служит периметр перепонки, где ее края прикрепляются к кости. Когда барабанная перепонка колеблется, ее центр выпячивается больше, чем края; при этом она действует как рычаг, передвигая колонку вперед и назад. Сместившись от центра и оказавшись ближе к точке опоры, колонка передвигается хоть и не так далеко, как если бы она находилась в центре, но зато с большей силой. Таким образом происходит усиление попадающего в ухо совы звука, прежде чем он будет передан внутреннему уху.

Однако сове мало иметь острый слух — она должна еще знать, откуда доносится слабый шорох, производимый мышью. Другими словами, она должна уметь определять местонахождение источника звука. Сова пользуется тем же средством, что и мы с вами, различая громкость приходящих в каждое ухо звуков и оценивая разницу во времени их прихода.

Мелкие птицы, например воробьи, садовые славки и др., не могут пользоваться вторым способом, поскольку у них очень маленькие головы и интервал между приходом звуковой волны в одно и другое ухо слишком мал, чтобы его можно было уловить. У сов головы значительно больше, благодаря чему и интервал достаточно велик, чтобы сова его ощутила.

Для определения местонахождения источника звука могут также использоваться и различия в громкости звука, слышимого каждым ухом; эксперименты, в которых применялся вставленный в ухо совы микрофон, показали, что оно, подобно уху козы, более чувствительно к звукам, идущим спереди, чем к звукам, приходящим откуда-либо еще. Это происходит потому, что у

сипухи вокруг каждого уха имеется кожная складка, наподобие ушной раковины, которая концентрирует звук. Более того, хотя уши расположены симметрично по бокам головы, эти складки занимают несимметричное положение, благодаря чему увеличивается разница в громкости звуков, достигающих обоих ушей, и удается более точно определить локализацию их источника. Поворачивая голову, сова определяет, при каком положении головы громкость звука, приходящего в каждое ухо, максимальна. Таким образом, она фактически определяет два пеленга на источник звука.

Что же может противопоставить мышь способности совы находить и почти без промаха схватывать свою жертву? Убивает ли сова без разбора любую мышь, так что каждая мышь имеет одинаковые шансы быть съеденной, или же существует известная избирательность, как можно было бы ожидать, если верна теория о выживании наиболее приспособленных? Исследования взаимоотношений хищника и жертвы показывают, что хищники, как правило, не убивают случайных особей. Большая часть их попыток поймать жертву завершается неудачей, а в случае успешной охоты жертвой обычно становятся животные молодые, слабые или оказавшиеся в неблагоприятных условиях, что увеличивает их шансы попасть в лапы хищника. Мыши, которых выпускали в комнате с сипухой, были в явно невыгодном положении. Они попадали в незнакомое место, которое им нужно было исследовать. Если бы мышам дали время освоиться, поймать их было бы труднее.

Опыт с сипухой показал, что сова может охотиться, руководствуясь только слухом; однако следует учитывать, что выводы, полученные в экспериментах, часто вводят нас в заблуждение, если мы без всяких оговорок применяем их к реальной ситуации. На воле мыши, полевки и другие мелкие животные не создают сильного шума. У каждой мыши есть своя система трасс, проложенных в траве или подлеске, по которым она неслышно бегает, находясь в относительной безопасности. Можно притаиться на поросшей травой лужайке, прекрасно зная, что там есть мыши, и не уловить ни малейших признаков их передвижений.

Чаще всего попадают в когти хищника те мыши, которые оказываются вне системы своих трасс. Это молодые мыши, еще не освоившие мест обитания, или те, которые вынуждены из-за перенаселенности покинуть привычную сеть дорог. У них есть единственный способ защиты — замереть при малейшем признаке опасности. Однако опыты показали, что к тому времени, когда мышь обнаружит опасность, сова, как правило, уже знает,

где находится ее жертва. Кроме того, у совы есть другое преимущество, поскольку она летает почти бесшумно. Маховые перья ночных сов имеют мягкие опахала, благодаря чему значительно ослабляется шум крыльев, рассекающих воздух. Мыши остается надеяться только на то, что сова криком выдаст свое присутствие. Раньше считали, что сова кричит для того, чтобы напугать мышь и выгнать ее на открытое место, однако, как оказалось, крик совы вызывает скорее обратный эффект. Услышав этот крик, мышь замирает.

Не все мелкие животные живут в таких местах, где можно легко спрятаться от сов в густом подлеске. Некоторые обитают в пустынных или полупустынных местностях, где трудно найти укрытие. Замечательная особенность многих мелких пустынных животных, таких, как слоновая землеройка, африканский тушканчик и кенгуровая крыса, обитающая в сухих местностях на западе США и в Мексике, состоит в том, что у них очень большие барабанные полости, образованные куполообразными косточками, которые расположены позади нижней челюсти и окружают среднее ухо. Эта особенность характерна также и для более крупных обитателей пустыни, например для антилопы мендес, живущей в глубинных районах пустыни Сахара. Уже давно предполагали, что такие большие барабанные полости связаны с наличием острого слуха. Некоторые опыты, проведенные на кенгуровых крысах, очень четко показали, что и в самом деле эти животные обладают хорошим слухом, который предупреждает их о приближении врагов.

Кенгуровая крыса — и не кенгуру, и не крыса. Это небольшое животное, которое похоже на мышь и одновременно очень напоминает кенгуру. У нее большие и сильные задние лапы, с помощью которых она прыжками передвигается по земле, используя для поддержания равновесия свой длинный хвост. Кенгуровая крыса — ночное животное; в темноте она выходит на поиски пищи (зерна), которую собирает в защечные мешки и уносит про запас в свою нору.

Зоологи изучали кенгуровую крысу главным образом из-за ее способности питаться сухой пищей и обходиться без воды, но нас интересуют ее большие тонкие как бумага ушные кости, которые образуют полость среднего уха. Две эти полости по объему даже больше, чем мозг животного. Внутри барабанной полости обнаружены некоторые из тех приспособлений, обеспечивающих повышенную чувствительность, которые имеются и в ухе сипухи: у кенгуровой крысы большая барабанная перепонка, а стремечко плотно примыкает к очень маленькому овальному окну. Сравнение площадей барабанной перепонки и овального окна

показывает, что среднее ухо усиливает звуки почти в сто раз.

Большой объем барабанной полости у кенгуровых крыс также повышает чувствительность их уха. Это было проверено на анестезированных животных, в улитку которых аккуратно вводили маленькие электроды. Затем на крыс воздействовали звуками различной частоты и с помощью электродов регистрировали кохлеарные микрофонные потенциалы. Было обнаружено, что кенгуровые крысы проявляют особую чувствительность к звуковым колебаниям частотой от 1000 до 3000 Гц. Когда барабанные полости чем-нибудь заполняли, чувствительность ушей сразу резко падала, хотя крысы продолжали реагировать на звуки того же диапазона частот.

Следовательно, большие барабанные полости должны улучшать слух кенгуровой крысы. Причина этого, по-видимому, заключается в том, что при нормальных размерах среднего уха колебания барабанной перепонки ослабляются из-за давления воздуха в расположенной позади нее барабанной полости. Если барабанная полость мала, то барабанная перепонка, вдавливаясь в полость, быстро создает в ней повышение давления, которое противодействует этому движению, а если барабанная полость велика, такого противодействия нет и барабанная перепонка может свободно колебаться. Это особенно справедливо в отношении звуков низкой частоты. Низкочастотные колебания вызывают наиболее сильные колебания барабанной перепонки, а именно к колебаниям низкой частоты более всего и чувствительны кенгуровые крысы, *что отличает их от большинства других мелких* млекопитающих, воспринимающих лучше всего звуки выше 3000 Гц.

Следующий этап этих экспериментов заключался в том, чтобы выяснить, имеет ли какое-нибудь значение для кенгуровой крысы чрезвычайно высокая чувствительность ее уха к звуковым колебаниям. Достаточно ли оно чувствительно, чтобы предупредить животное о появлении хищников? Кенгуровые крысы ведут ночной образ жизни; следовательно, их смертельными врагами являются ночные хищники. В пустынях США это совы и гремучие змеи. Поэтому были проведены эксперименты, подобные ранее описанным опытам с сипухой и мышью, но на этот раз кенгуровых крыс заставляли вступать в единоборство с сипухой и гремучей змеей. Оба хищника могут охотиться в темноте: сипуха, как было доказано, с помощью слуха, а гремучая змея — воспринимая тепло, излучаемое телом жертвы. Сначала кенгуровую крысу помещали в клетку с совой. Пользуясь красным светом, которого не видят крысы, можно было наблюдать сцену охоты в «полной темноте». Оказалось, что при

каждом нападении совы кенгуровая крыса отпрыгивает в сторону. Это было захватывающее зрелище: когда сипуха вот-вот должна была схватить ничего, казалось бы, не подозревающую кенгуровую крысу, крыса быстро подпрыгивала и приземлялась в 25…30 см от того места, где она только что находилась, предоставляя сове хватать лишь землю. То же самое происходило и при нападении змеи. Наконец, чтобы доказать, как важны для кенгуровой крысы такие большие барабанные полости, проводили следующий опыт: эти полости заполняли пластилином, и кенгуровые крысы теперь до последнего мгновения так и оставались в полном неведении о грозящей им опасности.

Предстояло решить еще один последний вопрос. Перья сов имеют мягкие опахала, так что эти птицы летают бесшумно. Как же в таком случае кенгуровая крыса обнаруживает сову? Когда проводились описанные выше эксперименты, включали магнитофон, установив максимальное усиление. Тщательный анализ записи показал, что, когда сова нападает на свою жертву, слышится слабый шуршащий звук с частотой до 1200 Гц. Змея при нападении также производит звуки частотой до 2000 Гц. Эти частоты относятся к тому диапазону, в котором наиболее чувствительно ухо кенгуровой крысы, хотя их интенсивность настолько мала, что она соответствует пределу чувствительности магнитофона.

Итак, в процессе эволюции сипуха выработала способ обнаруживать свою жертву и скрывать свое присутствие. Ее жертвы научились прятаться или выработали способы быстрого обнаружения опасности. Однако ни в одном случае эти способы не являются совершенными: иногда мышь слишком медлительна, а иногда сове приходится поголодать, так что между хищником и жертвой существует некое равновесие.

ГЛАВА 3
Узнавание по звуку

Жужжание пчелы и стрекотание кузнечика — привычные звуки теплого дня — для нашего уха представляют собой просто приятные голоса лета. И в самом деле, до недавнего времени казалось, что в жужжании пчелы не больше смысла, чем в шуме самолета. Но исследования показали, что звуки, которые производят своими крыльями некоторые насекомые, являются жизненно важным средством общения. К примеру, они могут служить элементами брачного поведения, а у пчелы жужжание, создаваемое крыльями, делающими до 200 взмахов в секунду, может усиливать значение хорошо известного «виляющего» танца (гл. 7) и нести какую-то информацию о местонахождении источника нектара. Другие насекомые производят звуки более сложными способами. Стрекотание кузнечиков и сверчков также является брачной песней, но насекомые производят эти звуки при помощи трения ногой по зубчатому краю крыла или посредством трения крыльев друг о друга.

Трудно представить себе, что такие сравнительно примитивные животные, как насекомые, получают удовольствие от ухаживания и особенно от «песен»; однако ритуал ухаживания — это не только способ, с помощью которого животные разного пола находят друг друга, а зачастую и приводят друг друга в состояние готовности к размножению, но также и гарантия того, что животное спарится только с особью своего вида, а не с представителем какой-либо родственной формы. Эти факторы так же важны для насекомых, как и для птиц и млекопитающих, однако значение их в поведении стало ясным только после создания аппаратуры для «подслушивания» звуков, издаваемых насекомыми.

Поскольку животные издают звуки, кажется вполне вероятным, что они должны уметь их воспринимать, т. е. у них должны быть органы слуха. В настоящее время известно лишь несколько видов насекомых, у которых найдены органы слуха; возможно, по мере дальнейшего исследования эти органы будут найдены и у других насекомых. Строение органов слуха насекомых очень разнообразно: от простых волосков, выступающих из твердого покрова насекомых и прикрепленных своим основанием к отдельной сенсорной клетке, до весьма сложных структур, напоминающих уши позвоночных. Однако сходство в этом случае лишь внешнее. Не совсем верно говорить

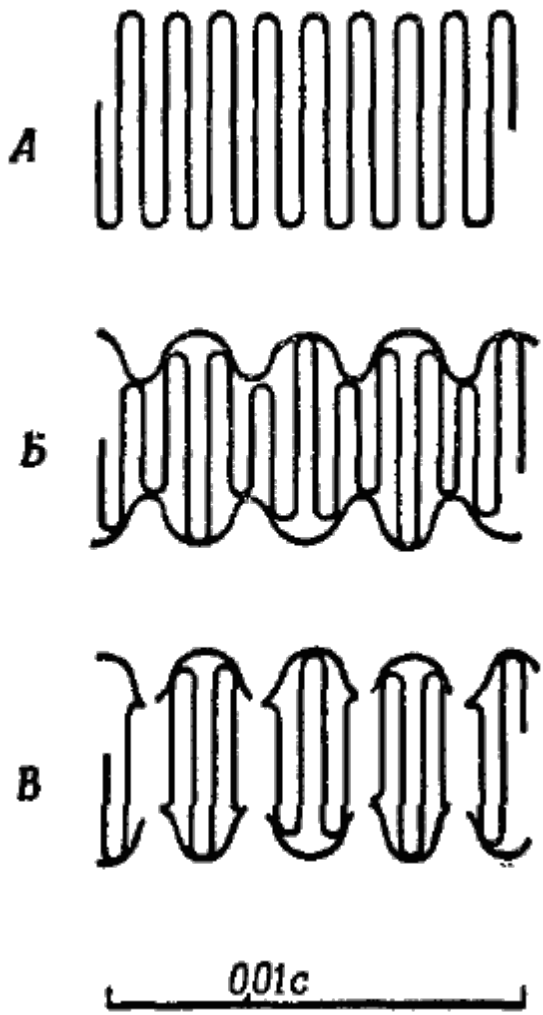
об ухе насекомых, поскольку такое «ухо» функционирует иначе, чем ухо позвоночных, и чувствительно к другим свойствам звука.

В начале этого века наши знания обогатились данными энтомолога Регена, который проводил эксперименты со сверчками. Посадив самца под стеклянную чашку, он обнаружил, что находящиеся поблизости самки не обращали на него никакого внимания, хотя он был хорошо виден. Однако, когда звуки, издаваемые самцом, передали по телефону, самки собрались вокруг громкоговорителя. Таким образом, самок привлекал звук, а не вид самца. Эти опыты позволили в какой-то степени выяснить физиологические механизмы слуха сверчков. Оказалось, что воспроизводимые громкоговорителем звуки привлекали самок даже тогда, когда были сильно искажены и человеку казались совершенно непохожими на стрекотание сверчка. Другие насекомые также обладали способностью распознавать звуки, ничего не означавшие для человека.

Эта загадка разрешилась спустя несколько лет, когда был разработан метод регистрации импульсов, пробегающих по нерву, который отходит от органа слуха насекомого. С помощью такого метода стало возможно записать точную реакцию органа слуха на определенный звук и таким образом установить, на какие свойства исследуемого звука отвечает этот орган. Метод регистрации в сущности очень прост: к нерву насекомого, идущему от одного из органов слуха, присоединяют тонкие проволочные электроды. Проходящие по нерву импульсы усиливаются и подаются на осциллоскоп. Эти эксперименты, проводимые под наркозом на саранче, сверчках и других крупных насекомых, сходны с опытами по изучению чувствительности уха кенгуровой крысы, которые были описаны в предыдущей главе. На анестезированных насекомых воздействовали звуками различной частоты и регистрировали характер ответа. Оказалось, что разные насекомые чувствительны к весьма различным диапазонам частот. У сверчков обнаружена чувствительность к частотам 250…10000 Гц, у кузнечиков — к частотам 800…45 000 Гц, относящимся главным образом к ультразвуковому диапазону, а некоторые ночные бабочки из семейства Noctuidae реагируют на звуки частотой до 150000 Гц. Биологическое значение способности этих бабочек слышать ультразвуки станет понятным в следующей главе, где показано, что они способны улавливать ультразвуковые импульсы, которыми пользуются летучие мыши для обнаружения своей жертвы.

Осциллограммы, полученные в экспериментах, описанных выше, свидетельствуют о том, что ни одна характеристика попадающего в слуховой орган звука, за исключением его

интенсивности, не влияет на характер нервного ответа. По мере увеличения громкости звука возрастает частота бегущих по нерву импульсов. Не заметно никакой реакции на частоту звука, аналогичной возникновению кохлеарных микрофонных потенциалов в ухе человека. Было обнаружено, например, что органы слуха саранчи очень чувствительны к звукам частотой около 8000 Гц, но ответ нерва на такие звуки не имел никаких характерных признаков. Однако опыты Регена показали, что насекомые способны различать отдельные звуки, поскольку самок сверчков привлекали звуки, издаваемые только самцами того же вида. По-видимому, существует какая-то особенность звука, которую могут анализировать слуховые органы и которую сверчки способны распознавать. Дальнейшие эксперименты с использованием осциллоскопа показали, что особенностью звука, к которой чувствительны насекомые, является импульсная модуляция.



Фиг. 8. Амплитудная модуляция

А. Смодулированные звуковые колебания частотой 1000 Гц.

Б. Модулирующие колебания частотой 400 Гц наложены на несущие колебания, имеющие частоту 1000 Гц.

В. Модулирующая волна «прерывается», благодаря чему получается импульсная модуляция.

Звук чистого тона, т. е. звуковые колебания постоянной частоты, называется *несущей волной* (фиг. 8, *А*). Не меняя ее частоту, можно изменять ее амплитуду, или интенсивность. Более того, это изменение можно производить через равные промежутки времени, так что амплитуда будет меняться с определенной частотой независимо от частоты несущей волны (фиг. 8, *Б).*

Следовательно, частота изменения амплитуды накладывается на частоту несущей волны. Первая называется *частотой модуляции несущей волны.* В примере, показанном на фиг. 8, *Б,* частота модуляции равна 400 Гц, а частота несущей волны составляет 1000 Гц. Модуляция не обязательно должна представлять собой ритмические изменения амплитуды, показанные на фиг. 8, *Б;* она может проявляться в разбиении несущей волны на отдельные импульсы (фиг. 8, *В*); в этом случае она называется *импульсной модуляцией.* В радиотелеграфии используется один из видов импульсной модуляции: генерируемая в передатчике несущая волна модулируется при помощи ключа в серии точек и тире (азбука Морзе).

Фиг. 9. Упрощенная схема характера звуковых колебаний в двухфазной «песне» сверчка

Возвратимся вновь к насекомым. Чувствительность этих животных к импульсной модуляции показывает, что они общаются между собой с помощью своеобразной азбуки Морзе. Стрекотание самца сверчка представляет собой звуки, модулированные импульсами определенной конфигурации (фиг. 9), которая имеет особое значение для самок того же вида. Если орган слуха находящегося под наркозом насекомого стимулировать звуком частотой 8000 Гц, в характере нервных импульсов не наблюдается никаких специфических особенностей. Но когда этот звук модулируется частотами до 300 Гц, нервы передают вспышки импульсов, соответствующие модулирующим частотам. Картина этих вспышек не меняется при изменениях несущей частоты.

Этим объясняется, почему самки сверчков в экспериментах Регена реагировали на искаженные звуки, передававшиеся по телефону. Ухо человека чувствительно к изменениям частоты несущей волны, тогда как орган слуха сверчка чувствителен только к модулирующим частотам. Телефон искажал несущие волны, а не характер модуляции, поэтому насекомые не обнаруживали никакой разницы в сигналах.

Различия в особенностях слуха насекомых и человека определяются строением их органов слуха. Последние улавливают либо изменения давления, которое оказывают на

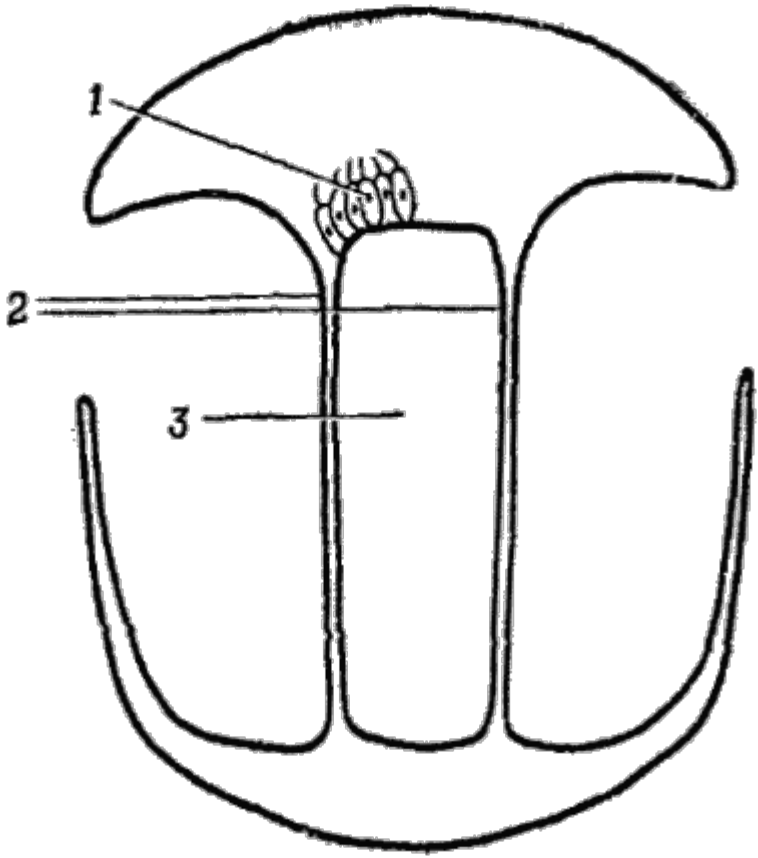
мембрану звуковые волны, либо степень ее смещения под действием этих волн. Ухо позвоночного животного представляет собой детектор давления, состоящий из камеры — среднего уха, на одну сторону которой натянута мембрана — барабанная перепонка (фиг. 10, *А*). По обе стороны мембраны поддерживается одинаковое давление с помощью своеобразного клапана — евстахиевой трубы, которая открывается в заднюю часть ротовой полости. «Пощелкивание», возникающее в ушах, когда мы взлетаем на самолете или съезжаем вниз с крутого холма, обусловлено открыванием евстахиевой трубы, для того чтобы впустить или выпустить воздух и таким образом выровнять давление на барабанную перепонку. Следовательно, среднее ухо представляет собой замкнутую камеру, в которой поддерживается постоянное давление, и поэтому небольшие колебания давления снаружи от барабанной перепонки при действии звуковых волн заставляют ее колебаться; колебания барабанной перепонки создают изменения давления, которые передаются во внутреннее ухо.

Фиг. 10. Схематическое изображение уха позвоночного, чувствительного к давлению (А), и принципиально отличающегося от него органа слуха насекомого, который воспринимает перемещение воздуха (Б)

Ухо позвоночного представляет собой закрытую камеру, а слуховой орган насекомого — камеру, открытую с одной стороны.

Органы слуха кузнечиков (фиг. 11), сверчков, ночных бабочек и родственных видов представляют собой детекторы смещения. Они называются *тимпанальными органами* (tympanum — барабан) по сходству с мембраной барабана; однако в отличие от барабанной перепонки позвоночных тимпанальная полость у насекомых с одного конца открыта (фиг. 10, *Б*). При действии звуков на мембрану практически не возникает никакой разницы в давлении по обе стороны от нее и поэтому мембрана изгибается в

соответствии с перемещениями воздуха. Чувствительные клетки располагаются у края мембраны и регистрируют степень ее изгиба. Волоски и антенны, выполняющие роль органов слуха у некоторых других насекомых, действуют по существу сходным образом, с той разницей, что они не окружены камерой. Поскольку давление действует во всех направлениях одинаково, одним ухом, лишенным ушной раковины, позвоночное не может определить направление звука. Смещение же является направленным; максимальное смещение происходит тогда, когда мембрана расположена как раз напротив источника звука и, таким образом, органы слуха насекомых могут определять направление звука. Это означает, что насекомое может определить, откуда приходит звук, даже с помощью одного из органов слуха, и блокирование второго практически не мешает самке сверчка определить местонахождение «поющего» самца.



Фиг. 11. Упрощенное изображение слухового органа кузнечика, расположенного на его передней ноге

Воздушная трубочка открыта наружу, подобно камере на фиг. 10, Б. 1 — рецепторы; 2 — мембраны; 3 — воздушная трубочка.

Существует предположение, что способность насекомых определять, откуда приходит звук, связана с движениями их ног. Слуховые органы обнаружены у насекомых на различных частях тела. У кузнечиков и сверчков эти органы находятся на голенях передних ног — нелепое место для сенсорного органа с точки зрения человека, но весьма удобное для кузнечика; ведь функция его органа слуха — управлять движениями ног таким образом, чтобы насекомое перемещалось в том направлении, откуда приходит звук. При движении кузнечика ноги его совершают дугообразные колебания и органы слуха сканируют пространство по обе стороны от насекомого. Каждый слуховой орган очень чувствителен к звукам, приходящим к нему под определенным углом. Поэтому, когда ноги, совершая круговые движения, приближаются к источнику звука или удаляются от него, нервные импульсы то резко усиливаются, то затухают, а центральная нервная система анализирует эту информацию и определяет направление, откуда приходит звук.

Теперь мы располагаем значительно более полными сведениями о песнях сверчков, чем когда-то показал Реген в опытах с телефоном. Во-первых, песни самцов привлекают только девственных самок, а оплодотворенные самки не обращают на них никакого внимания. Во-вторых, у каждого вида имеется несколько песен, исполняемых в различных ситуациях. У некоторых видов число таких песен может достигать дюжины; это было давно подмечено китайцами, которые держат у себя сверчков и даже разводят их из-за песен. Обычную призывную песню сверчков исполняет либо одинокий самец, либо несколько самцов вместе. Эти песни служат для того, чтобы привлечь самок или собрать самцов вместе, облегчая самке их обнаружение. В присутствии самки самец исполняет «серенаду», сменяющуюся брачной песней, непосредственно после которой происходит спаривание. Во время спаривания, если самка выразит беспокойство, самец может начать петь другую песню; если же ему помешает другой самец, они исполнят «дуэт соперников».

Кроме серенад и брачных песен, у сверчков и многих других насекомых существуют сигналы тревоги и предостережения, обычно представляющие собой громкие звуки, которые можно услышать, если прикоснуться к насекомому. По-видимому, эти сигналы служат для отпугивания врагов. Существуют мухи, которые для своей защиты имитируют жужжание осы, чем вводят в заблуждение своих врагов, которые ошибочно принимают их за

этих жалящих насекомых. Довольно обычна у безобидных насекомых и подражательная окраска, имитирующая окраску ядовитых видов. Летом на лесных опушках над зарослями кервеля парят целые рои мушек, брюшко которых имеет полосатую, черную с желтым окраску, напоминая брюшко пчел или ос. После того как птицы съедят несколько ядовитых насекомых, они начинают избегать любых насекомых с желтыми и черными полосками, в том числе и совершенно безобидных. Одна из разновидностей таких парящих мушек в своей мимикрии пошла еще дальше: она имитирует звуки, издаваемые осами определенного вида. Оса делает 150 взмахов крыльями в секунду, а муха — 147 взмахов; такая разница практически неуловима для птиц, которые могли бы этими мухами питаться.

Брачные песни сверчков и их ближайших «родственников» возникают за счет ритмического потирания друг о друга различных частей их тела; звуковые органы цикад представляют собой парные пластинки, называемые *цимбалами;* с помощью сильных мышц цимбалы быстро притягиваются к телу насекомого, а затем, когда мышцы расслабляются, занимают свое исходное положение; в результате этого возникают своеобразные щелчки, наподобие тех, которые получаются при нажимании пальцем на крышку жестяной коробочки из-под монпансье.

Другие насекомые, например пчелы, общаются друг с другом с помощью звука, создаваемого движением крыльев. Каждый вид насекомых производит при полете свой, отличный от других звук, по которому его можно узнать, точно так же как во время второй мировой войны по шуму мотора узнавали самолеты задолго до того, как они появлялись в поле зрения. Частота взмахов крыльев у насекомых может быть весьма различной: от 5 в секунду у некоторых крупных бабочек до более чем 1000 в секунду у мелких кровососущих насекомых. Осы делают в секунду 110 взмахов, комнатная муха — 190, а комары — около 500. Взмахи крыльев создают воздушные волны, точно так же как вибрирующий камертон. Когда частота взмахов достаточно велика, мы можем слышать порожденные ими звуковые волны как непрерывное жужжание или гул. Во многих случаях издаваемые насекомыми звуки являются совершенно случайными и не играют никакой роли в их жизни, однако у некоторых насекомых они становятся средством общения, как, например, искусно исполняемые песни сверчков и кузнечиков.

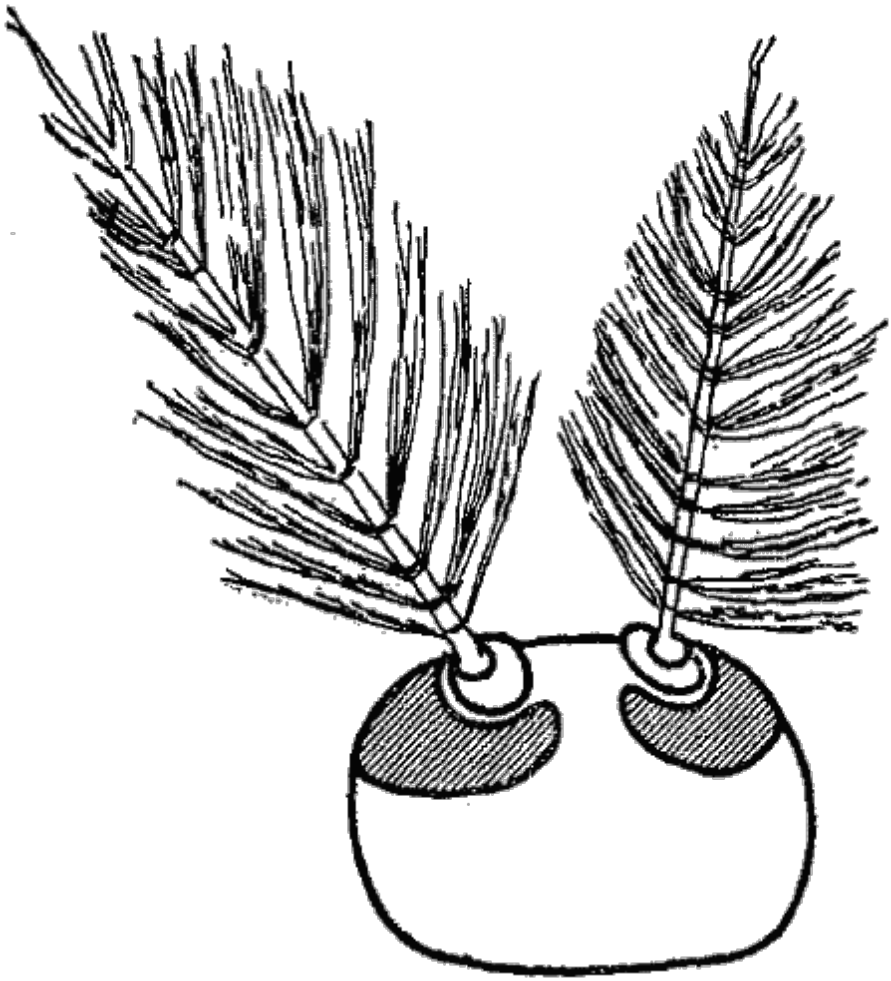
Первым, кто начал исследовать значение звука, создаваемого движением крыльев, для общения насекомых друг с другом, был изобретатель Х. Максим. Он больше известен как инженер и создатель пулемета; однако, обладая обширными знаниями и

любознательностью, он исследовал все, что казалось ему необычным. В 1878 году Максим установил электрические фонари для освещения территории «Гранд юнион отель» в Нью-Йорке, в районе Саратога-спрингс. Электрическая цепь, в состав которой были включены эти фонари, содержала трансформатор, работа которого сопровождалась характерным гудением, обусловленным вибрацией сердечника. Однажды вечером Максим заметил, что вокруг трансформатора собралось множество комаров. Возможно, что у другого человека это явление вызвало бы лишь мимолетный интерес, однако Максим остановился, чтобы рассмотреть комаров повнимательнее. По перистым антеннам он определил, что все они самцы; у самок комаров антенны по форме похожи на палочки и почти не имеют ответвлений. Теперь необходимо было выяснить, что происходит вечером, когда включают освещение. Как только послышалось гудение трансформатора, самцы комаров из всех близлежащих мест устремились к источнику этого звука. У Максима возникло предположение, что пара перистых антенн на голове каждого самца действует подобно ушам и что комары летят к трансформатору, потому что он создает шум, напоминающий жужжание самки. Эта гипотеза была проверена в экспериментах с камертоном, который имитировал жужжание самки комара. Каждый раз, когда Максим ударял по камертону поблизости от самца, последний поворачивался прямо к вибрирующему камертону и поднимал свои антенны. Таким образом, Максим показал, что комаров-самцов привлекает жужжание самок и что гудение трансформатора вводило самцов в заблуждение. Максим не был натуралистом, однако острая наблюдательность и проницательный ум, подкрепленные простым экспериментом, помогли ему продемонстрировать роль звука в жизни комаров. Эта история представляет собой хороший пример того, как должно проводиться научное исследование. Однако финал ее был неудачным. Научный журнал не принял сообщения об этих экспериментах, посчитав их слишком примитивными, и поэтому Максим опубликовал свои данные в виде письма в газету «Таймс».

Лишь спустя 70 лет жужжание самок комаров стало предметом более детального изучения. Для исследования был выбран один из множества видов комаров, *Aëdes aegypti,* служащий переносчиком желтой лихорадки. Исследователи предположили, что если комаров могут привлекать звуки, то, по-видимому, можно уменьшить их число и попытаться бороться с этим заболеванием при помощи «заманивающих» ловушек, издающих такое же жужжание, как самка комара. Уже первые эксперименты дали новые доказательства в пользу сделанных

Максимом выводов. Комары спариваются в воздухе, и поэтому для изучения поведения самцов самку подвешивали на тонкой проволоке. Когда она махала крыльями, самцы подлетали и спаривались с ней. Если же она переставала махать крыльями, самцы сейчас же теряли к ней интерес и летели мимо, не обращая на нее никакого внимания. Дальнейшие эксперименты показали, что самки привлекают самцов на расстоянии не более чем 25 см. Это, к сожалению, заставило отказаться от попыток регулировать численность комаров в естественных условиях, заманивая их в ловушки с помощью звука.

Как и предполагал Максим, антенны самцов представляют собой органы слуха. Самка комара, распространяющего желтую лихорадку, взмахивает крыльями с частотой 450…600 раз в секунду, создавая слышимый шум такой же частоты. Эксперименты с камертонами, создающими колебания различной частоты, показали, что самцы отвечают на звуки с частотами от 300 до 800 Гц, что довольно значительно перекрывает частотный диапазон звуков, издаваемых самками. В тщательных исследованиях было обнаружено, что при таких частотах антенны самцов колебались в такт с вибрациями камертонов. Если на кончики этих антенн наносили капельки клея, утяжеляя их настолько, что они не могли вибрировать, самцы переставали обращать внимание на призывное жужжание самок; таким образом было доказано, что у комаров антенны и в самом деле служат органом слуха. Перистые антенны самца (фиг. 12) действуют наподобие антенны радиотелескопа в Джодрелл-Бэнк, большая поверхность которой дает возможность улавливать очень слабые сигналы. Вибрации передаются по жгуту антенны к его основанию, где они стимулируют сенсорный орган, называемый *джонстоновым органом.* Антенны колеблются наподобие мембраны в слуховом органе сверчка, реагируя на перемещения воздуха под действием звуковых волн. Жгут антенны соединен с шаровидным основанием посредством гибкой мембраны. К мембране примыкают сенсорные клетки, которые регистрируют степень ее изгиба и передают информацию нервным волокнам, направляющимся к мозгу.



Фиг. 12. Перистые антенны комара колеблются в такт с приходящими звуковыми волнами, а их колебания в свою очередь стимулируют джонстоновы органы, расположенные в луковицах у основания антенн

Способ привлечения самцов самками у комаров чрезвычайно прост: во время полета движение крыльев самки создает характерный звук, на который и летят самцы; при этом самцы не обращают внимания на других самцов, так как движения их крыльев слишком часты и не могут стимулировать антенны особей того же пола. Однако и это еще не все: система привлечения организована даже более надежно. Самцы комаров становятся половозрелыми только через несколько дней после того, как вылупятся из куколки. До этого времени волоски их

антенн вяло свисают вдоль жгута, и поэтому самцы могут воспринимать жужжание самки только в том случае, если она находится очень близко. Таким образом, молодые самцы не растрачивают энергию на бессмысленное разыскивание самок, а приступают к ритуалу ухаживания лишь после того, как их антенны «распушатся», а сами животные станут половозрелыми. На молодых неполовозрелых самок самцы не обращают никакого внимания, так как такие самки слишком медленно машут крыльями и создают жужжание слишком низкой частоты, которое не может привлечь самцов. Все это наглядно показывает, какого высокого совершенства может достигать регуляция поведения животного. Изменения органов движения и слуха при помощи простого механизма приурочены во времени друг к другу, в результате чего особи разного пола встречаются для спаривания в соответствующее время. Чтобы управлять этими изменениями, физическими по своему характеру, не нужны сложно организованные системы, и поэтому здесь нет необходимости в сложных нервных и гуморальных регуляторных механизмах. Это очень выгодно насекомым, нервные клетки которых относительно велики. В теле насекомого очень мало места для нервной ткани, поэтому регуляторные механизмы, организующие его поведение, должны быть сведены к минимуму.

У плодовой мушки при ухаживании все происходит наоборот: самцы «поют» для своих самок. Плодовые мушки — мелкие насекомые, которых обычно можно увидеть везде, где хранятся фрукты. По своему виду они напоминают маленьких желтоватых или коричневатых комнатных мух, которые медленно и тяжело летают со свисающим вниз брюшком, как будто они еле-еле могут держаться в воздухе.

Существует и еще одно важное различие в брачных обрядах плодовой мушки и комара. Жужжащая самка комара может привлекать самцов других видов, но спаривания при этом не происходит, поскольку самец способен по запаху узнавать самку своего вида. Плодовые мушки находят особей противоположного пола не только по запаху; часто они руководствуются также зрением и слухом; при этом самка решает, какой самец ей подходит.

Существует около 2000 видов плодовых мушек, и некоторые из них настолько схожи, что различия между ними обнаруживаются только с помощью очень сильного микроскопа. Тем не менее можно содержать вместе очень похожие друг на друга виды плодовых мушек, не опасаясь межвидового скрещивания. Весь ритуал ухаживания плодовых мушек в отличие от комаров, переносящих желтую лихорадку, осуществляется на

земле, и поэтому очень легко пронаблюдать за всеми их ухищрениями, хотя до сих пор из 2000 видов изучено лишь несколько. Ухаживание самца плодовой мушки за самкой представляет собой довольно сложную церемонию, по окончании которой она принимает или отвергает его. Сначала самец приближается к самке и постукивает ее по брюшку передними ножками. Затем он становится позади самки или начинает кружить возле нее, все время выставляя напоказ свои крылья и трепеща ими. По-видимому, церемония ухаживания стимулирует самку к спариванию и дает ей возможность отличить самца своего вида от самца другого вида. Если самка не достигла половой зрелости или ее поклонник принадлежит к другому виду, она начинает громко жужжать; такое жужжание самки означает, что она решительно отвергает ухаживание самца, который в таком случае отступает.

У различных видов плодовых мушек процедура ухаживания происходит по-разному. У одних главную роль играет запах, у других — зрительные сигналы, или звуки, или сочетание всех трех раздражителей. У некоторых исследованных видов главную роль играет звук, и самка примет самца только в том случае, если он «пропоет» нужную мелодию. Тщательные исследования показали, что описанную выше «демонстрацию крыльев» самцы плодовых мушек одного вида сопровождают почти одинаковыми песнями. Насекомые каждого вида исполняют мелодию в своем ключе; при этом она в достаточной мере отличается от мелодий, характерных даже для очень близких видов, чтобы предотвращать межвидовое скрещивание.

Записать песни плодовой мушки нелегко. Длина ее тела всего около 3 мм; она производит настолько слабые звуки, что нет никакого смысла держать около нее микрофон в надежде получить какую-нибудь запись. Единственный реальный способ зарегистрировать звуки плодовых мушек состоит в том, чтобы заменить защитную металлическую сетку очень чувствительного микрофона маленькой клеточкой из плексигласа. В эту клеточку выпускают плодовых мушек, которые передвигаются фактически по мембране микрофона. При этом необходимо принимать изощреннейшие меры предосторожности, чтобы избавиться от внешних шумов, искажающих песни плодовой мушки. Одна такая экспериментальная установка состояла из нескольких картонных коробочек, вставленных друг в друга наподобие набора кастрюль, между которыми была проложена стеклянная вата. Систему коробочек с помещенными в нее клеточкой и микрофоном ставили на два разделенных прослойкой из мягких резиновых шариков плоских камня, которыми мостят тротуары, и, наконец,

все это устанавливали на надутую автомобильную камеру. Такие ухищрения могут сравниться лишь с описанными в сказке о принцессе на горошине, и все-таки исследователи считали необходимым работать ночью или по выходным дням, чтобы посторонние шумы не испортили их записи.

Песни плодовой мушки по своим особенностям напоминают стрекотание сверчков. Они являются импульсномодулированными, т. е. представляют собой вспышки звуковых волн, создаваемых взмахами крыльев. Некоторые плодовые мушки в процессе ухаживания расправляют оба крыла, другие — только одно. Если мушка полностью расправляет крылья, она машет ими почти с такой же частотой, как во время полета. У большинства видов частота взмахов крыльями при полете составляет приблизительно 200 Гц и очень близка к частоте звуковых волн в их песне. Другие плодовые мушки ухаживают за своими самками, лишь частично расправляя крылышки, в результате чего они машут ими быстрее и создают звук с более высокой частотой колебаний.

В импульсномодулированных звуках, создаваемых плодовыми мушками, переменными являются три компонента: число волн в каждой вспышке, интервалы между вспышками и частота волн в этих вспышках. Число волн во вспышках у различных видов почти неизменно. Два других компонента в пределах вида постоянны, но сильно варьируют у разных видов. Существует два почти идентичных вида плодовых мушек: *Drosophila pseudoobscura* и *Drosophila persimilis*. В лабораторных условиях их можно заставить спариться и произвести гибридное потомство. Это означает, что лишь с определенной натяжкой можно считать их разными видами, поскольку, согласно общепринятому определению, вид — это группа особей, неспособных давать плодовитое потомство при скрещивании с особями, принадлежащими к другой группе. В естественных условиях указанные два вида мушек обычно не спариваются; это, по-видимому, объясняется различиями в длительности интервалов между вспышками звуковых волн, из которых состоят их песни. Интервалы между вспышками отражают частоту модуляции, к которой особенно чувствительны органы слуха насекомых; в песне самца *D. pseudoobscura* эта частота в пять раз больше, чем в песне самца *D. persimilis*.

Плодовые мушки — одни из самых распространенных лабораторных животных. Огромное число видов, высокая скорость размножения, а также некоторые другие особенности сделали этих мушек стандартным объектом для генетических исследований. Они легко доступны, поэтому их используют и в

других исследованиях, таких, например, как описаны выше. Однако при исследовании большинства насекомых ставятся более практические цели. Насекомые приносят гораздо больше вреда здоровью и имуществу человека, чем какие-либо другие животные. В сельском хозяйстве у каждой новой культуры быстро появляются свои насекомые-вредители; благодаря современному скоростному транспорту насекомые-вредители неизбежно расселяются по всему свету, и поэтому многие лаборатории и полевые станции целиком заняты поисками мер борьбы с этими насекомыми. Целью некоторых проектов была разработка метода привлечения насекомых к ядовитым веществам (это более надежно, чем распыление ядохимикатов), в расчете на то, что насекомые в конце концов отравятся. Определенных успехов удалось добиться, привлекая насекомых пахучими веществами (см. гл. 8), однако попытки использовать специфичные звуки, наподобие тех, которыми привлекали сверчков или комаров, до сих пор остаются безуспешным. Как уже было показано, самцов комаров-переносчиков желтой лихорадки привлекает жужжание самки только в том случае, если она находится на расстоянии не более 25 см. К сожалению, очевидное решение — записать на магнитофоне издаваемые самкой звуки, а затем воспроизвести их через усилитель — в данном случае не подходит, так как по какой-то непонятой до сих пор причине жужжание самки комара, усиленное с помощью соответствующей аппаратуры, отгоняет самцов прочь. Следует заметить, однако, что исследования звуков, издаваемых насекомыми, все еще находятся на самой ранней стадии. В следующей главе будет описан другой, более перспективный способ борьбы с насекомыми.

ГЛАВА 4
Сонары у животных

Летучие мыши имеют отталкивающий вид: уродливые морды, кожистые и морщинистые крылья. Многие люди очень боятся мышей; этот страх, внушен многочисленными рассказами о том, что летучая мышь может вцепиться в волосы. Если четко сказать, что это маловероятно и что неизвестно ни одного достоверного случая, когда бы летучая мышь действительно запуталась в волосах человека, то это вызовет целый поток писем, в которых будут описаны собственные переживания их авторов. А, собственно, почему бы летучим мышам попадать в чьи-то волосы? Теперь уже всем известно, что они обладают системой эхолокации — сонаром; благодаря этому они могут в полной темноте избегать препятствий и ловить насекомых, которые служат им пищей. Издавая высокочастотные ультразвуковые сигналы-писки и слушая невероятно слабое эхо, летучие мыши способны с почти сверхъестественной точностью управлять своим полетом: они избегают столкновения с натянутой на их пути проволокой, которая лишь чуть толще человеческого волоса.

Достаточно немного понаблюдать за охотящимися летучими мышами, чтобы убедиться, с каким удивительным искусством они обнаруживают свою жертву. Летучие мыши встречаются гораздо чаще, чем обычно думают. В сумерках их силуэты часто можно видеть на фоне неба: как будто бы без всякой цели они бесшумно кружат в воздухе, порой вдруг бросаясь в сторону, а затем вновь продолжая свой плавный полет. Каждый такой стремительный зигзаг означает преследование, а может быть, и поимку насекомого. Если летучая мышь охотится над открытым местом, то можно проверить ее ловкость, подбрасывая вверх небольшие камешки. Отдыхая в Суссексе, я обнаружил там идеальное место для наблюдения за летучими мышами. На окраине деревни находилась мусорная свалка. В сумерках она становилась местом охоты для более чем пятидесяти летучих мышей. Необычное было ощущение — без сомнения, ужаснувшее бы многих, — когда летучие мыши кружили над головой, иногда всего лишь в 25…30 сантиметрах от нее. Подброшенные в воздух камешки привлекали внимание летучей мыши, заставляя ее изменять направление полета; при этом летучая мышь делала крутой вираж, снижаясь вслед за камешком, но затем сворачивала в сторону и продолжала свой полет. Несомненно, она обнаруживала камешек с помощью своего сонара, но не делала ошибки — не ловила и не

глотала его. Каким же образом летучая мышь узнавала, что камешек несъедобен? Может быть, сонар летучей мыши настолько чувствителен, что позволяет ей на близком расстоянии улавливать различия между насекомым и камешком; однако в таком случае летучая мышь вообще не стала бы следовать за ним. Более вероятно, что летучая мышь в конце концов оценивает съедобность данного объекта по запаху или по звуку, который он издает.

Однажды мне посчастливилось наблюдать настоящую охоту летучей мыши. Эти животные иногда появляются и в дневное время, обычно во второй половине дня. Однако эта мышь в течение нескольких дней летала при ярком полуденном солнце. Я впервые имел возможность наблюдать за «настоящей» летучей мышью, а не за ее силуэтом. Тельце ее было покрыто коричневой шерстью, а крылья в лучах солнца выглядели почти прозрачными. Пока я наблюдал за ней, над лужайкой на высоте примерно 15 м появилась бабочка. Летучая мышь начала преследовать ее, время от времени устремляясь к ней сверху, но при каждом таком нападении бабочке удавалось увернуться, и летучая мышь проносилась мимо. В конце концов бабочка скрылась в листве деревьев. Вероятно, эта летучая мышь была еще молодой и неискушенной в охоте. Подтверждением этому послужило ее поведение, когда я бросал в воздух камешки, пытаясь подманить ее к себе, чтобы лучше рассмотреть. Подобно своим сородичам, которые охотились над мусорной свалкой, эта летучая мышь устремилась вниз вслед за камешком, который тут же исчез. Летучая мышь поймала его и выпустила только через несколько секунд. Она поймала камешек при помощи межбедренной перепонки, натянутой между задними конечностями и как бы дополняющей ее крылья. А может быть, мне просто показалось, что все происходило именно так, поскольку летучая мышь действовала с молниеносной быстротой и проследить за ней невооруженным глазом было чрезвычайно трудно.

Цепь событий, разыгрывающихся в процессе ловли насекомых, изучали при помощи киносъемки и фотографирования с использованием мультивспышки. В последнем случае закрепленный неподвижно фотоаппарат соединяют с лампой-вспышкой, способной давать очень частые разряды. Затвор фотоаппарата открывают и дают серию вспышек. Каждая вспышка создает изображение, в результате чего на одном кадре получается ряд последовательных изображений, снятых через очень короткие промежутки времени.

Летучих мышей выпускали в комнате, где они ловили плодовых мушек, бабочек или даже мучных хрущаков, которыми

«выстреливали» из пружинного пистолета. На фотографиях было видно, что небольших насекомых, вроде плодовых мушек, летучие мыши иногда ловили ртом, но, как правило, захватывали межбедренной перепонкой. Когда летучая мышь готовится поймать насекомое, она выбрасывает вперед задние лапы, в результате чего межбедренная перепонка выгибается наподобие ковша. Насекомое попадает в этот ковш, а летучая мышь мгновенно опускает туда голову и схватывает насекомое ртом. Если летучая мышь не совсем точно выбрала направление полета, она подталкивает насекомое в ковш одним из своих крыльев. Эффективность такого метода подтверждается способностью летучей мыши ловить до четырнадцати плодовых мушек в минуту; вместе с тем анализ фотографий показал, что иногда она может поймать двух плодовых мушек за полсекунды.

«Радар» летучей мыши — излюбленная тема статей под рубрикой «Впервые это придумала природа», периодически появляющихся в журналах. Радар, или радиолокационная установка, был создан около тридцати лет назад. Радиолокация основана на регистрации и анализе эхо-сигналов, возникающих при отражении радиоволн от удаленных объектов; с помощью радиолокации устанавливают местонахождение, а также направление и скорость движения этих объектов. Летучие мыши создали подобную систему примерно на сорок миллионов лет раньше, только вместо радиоволн они испускают звуковые волны. С помощью своих «радаров», или сонаров, как их чаще называют, летучие мыши способны в полной темноте обнаруживать насекомых, преследовать их и ловить на лету. По мере развития радиолокационной техники становится более понятным и сонар летучих мышей, но механизм его действия кажется нам все более удивительным. Те примитивные схемы, которыми сопровождаются статьи в разделе «Впервые это придумала природа» (звуковые волны, распространяющиеся от рта летучей мыши до насекомого и обратно к ее ушам), отнюдь не дают нам точного представления об этом механизме, который настолько сложен, что вызывает чувство благоговейного трепета перед красотой и великим искусством природы. Секрет работы сонара летучей мыши еще не раскрыт; однако мы постоянно убеждаемся в том, что эти животные используют средства обнаружения, которые применяются в новейших радарных установках, хотя управляет живой «радиолокацией» лишь небольшой участок крошечного мозга.

Первый шаг на пути к открытию сонара летучей мыши был сделан в 1793 году итальянским ученым Ладзаро Спалланцани. Спалланцани поймал на колокольне нескольких летучих мышей,

ослепил их и выпустил на некотором расстоянии от места поимки. Ослепленные летучие мыши вернулись на колокольню и даже ловили по дороге насекомых. Примерно к тому же времени относятся опыты одного швейцарского натуралиста, который, закупорив уши нескольким летучим мышам, обнаружил, что животные потеряли способность ориентироваться, стали совершенно беспомощны и натыкались на все вокруг. Стало ясно, что летучим мышам нужны уши, а не глаза, чтобы ориентироваться и ловить насекомых. Спалланцани мог только предполагать, что эти животные способны как-то «видеть» с помощью ушей; однако вплоть до 1920 года никому и в голову не приходило, что летучие мыши используют ультразвуки, т. е. звуки очень высокой частоты, которые человек не слышит. Лишь в 1938 году Дональд Гриффин провел в Гарвардском университете большую серию экспериментов, показавших, каким образом летучие мыши с помощью ультразвуковой эхолокации избегают столкновения с препятствиями. Еще позднее ученые выяснили, как мыши преследуют и ловят насекомых.

Ультразвуковые «крики» летучих мышей впервые удалось услышать в лаборатории профессора Пирса, изобретателя прибора для преобразования высокочастотных звуков в колебания более низкой частоты, доступные человеческому уху. Гриффин принес в лабораторию клетку с мышами, и когда на нее направили этот «детектор летучих мышей», из громкоговорителя послышалась какофония трескучих оглушительных звуков. Вскоре после этого Гриффин совместно с Галамбосом поставил фундаментальные эксперименты, которые показали, насколько чувствителен сонар летучей мыши. В комнате, куда выпускали летучих мышей, была устроена преграда из туго натянутых проволок; расстояние между проволоками не превышало тридцати сантиметров; исследователи подсчитывали, сколько раз каждая летучая мышь задевала за проволоку, пролетая сквозь такую перегородку. Способность избегать столкновения с проволокой у различных летучих мышей оказалась неодинаковой. Ни одна из летучих мышей не достигла совершенства, но некоторые были чрезвычайно искусны. При толщине проволочек 1 мм летучие мыши касались их только два раза из десяти. Когда натягивали более тонкие проволочки, число удачных пролетов уменьшалось, но даже при использовании проволочек толщиной 0,3 мм летучие мыши все еще гораздо чаще огибали их, чем сталкивались с ними. Только тогда, когда взяли проволочки толщиной 0,07 мм (примерная толщина человеческого волоса), летучие мыши оказались совершенно не в состоянии их обнаруживать. Чтобы услышать эхо-сигналы от тонких

проволочек, применявшихся в описанных выше опытах, требуется изумительная острота слуха. В другом опыте летучая мышь обнаруживала проволочки даже тогда, когда из двух репродукторов на нее с обеих сторон обрушивался ультразвуковой шум. Только при уменьшении диаметра проволочек до 0,5 мм летучие мыши теряли способность их обнаруживать. Хотя репродукторы наполняли комнату столь же громкими звуками, как и крики летучих мышей, животные все же слышали возвращавшиеся от проволочек эхо-сигналы, в 2000 раз более слабые. Это почти то же самое, что расслышать чей-то шепот сквозь рев толпы футбольных болельщиков.

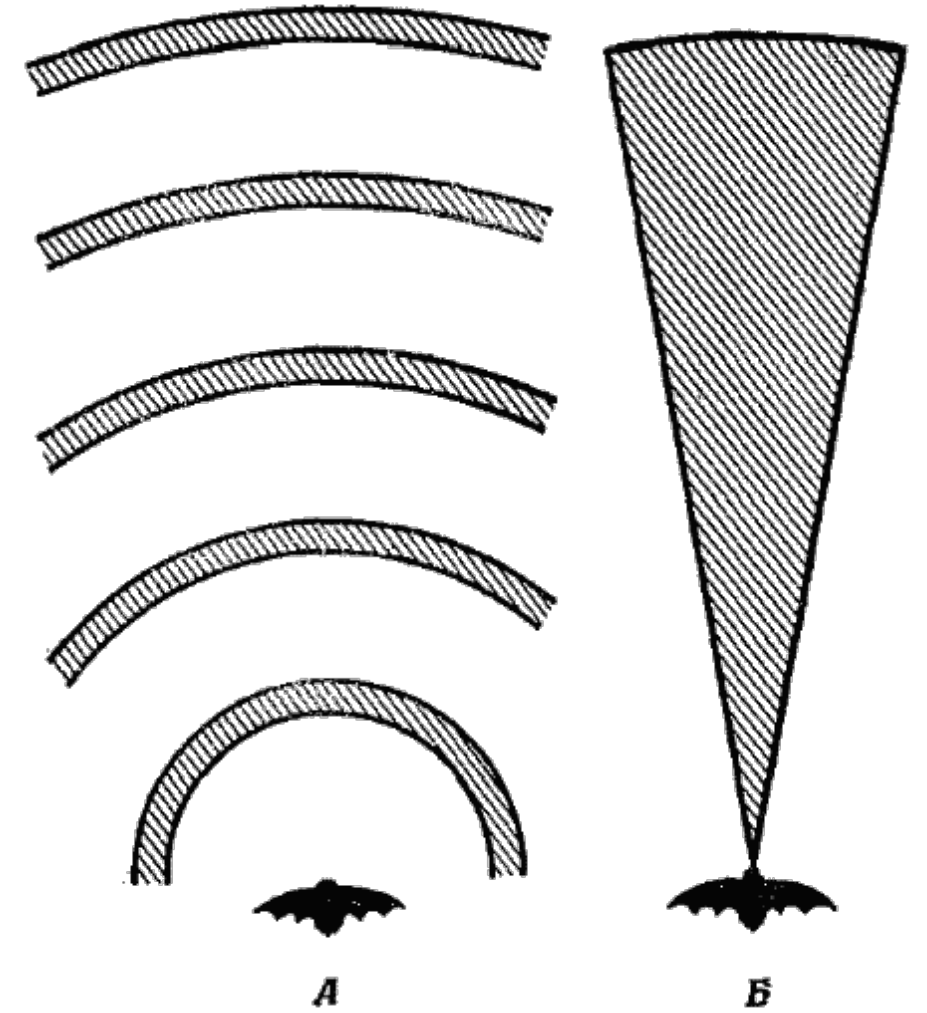
В течение тридцати лет, последовавших за этими первыми экспериментами, Гриффин сумел объяснить многие физиологические механизмы, с помощью которых летучие мыши избегают столкновения с тонкой проволокой и ловят насекомых. В этой области исследования он не был одинок, и теперь мы располагаем огромным количеством данных о механизме эхолокации, полученных в стенах лабораторий. Вооруженные такой информацией и разработанной в последнее время сложной портативной аппаратурой, биологи могут теперь изучать летучих мышей в естественных условиях, чтобы выяснить, как эти животные используют механизмы эхолокации в своей повседневной жизни. Прежде всего необходимо исследовать, как летучие мыши издают и слышат звуки, т. е. как протекают наиболее важные физиологические процессы, используемые при эхолокации.

Самые распространенные летучие мыши Европы и большинство североамериканских видов принадлежат к семейству гладконосых. К этому семейству относятся, в частности, нетопыри (в Англии их называют pipistrelle, а в Германии — die Fledermaus), которых многим случалось видеть в сумерках. Два вида летучих мышей — большой и малый бурые кожаны, которых Гриффин использовал в своих экспериментах, — также принадлежат к семейству гладконосых. На фотографиях гладконосых летучих мышей видно, что они летают с открытым ртом; отсюда естественно вытекает вывод, что они издают ультразвуковые импульсы с помощью рта. Это подтверждается грубым, но наглядным экспериментом. Если рот летучей мыши погрузить в воду, то нельзя обнаружить никаких ультразвуковых сигналов, но если в воду погрузить летучую мышь целиком, оставив над водой только ее рот, то можно зарегистрировать много ультразвуковых сигналов, а также писк, которым она выражает свой протест. Ультразвук производится с помощью очень широкой гортани, или голосовой камеры; однако остается

неизвестным, каким образом создается непрерывная серия чрезвычайно коротких сигналов-писков.

Гладконосых летучих мышей принято считать «типичными» летучими мышами, своего рода эталоном, однако отнюдь не все летучие мыши используют сонар; не пользуются им, например, тропические плодоядные летучие мыши. Не все летучие мыши издают ультразвуки ртом; так, подковоносые летают с закрытым ртом, посылая ультразвуковые сигналы при помощи ноздрей. В Суссексе над мусорной свалкой я наблюдал главным образом больших подковоносов, среди которых было несколько малых. Для этих двух видов, наиболее распространенных в Европе, характерен своеобразный мясистый вырост вокруг ноздрей, по форме очень напоминающий подкову. Морды летучих мышей, относящихся к другим семействам, «украшены» еще более причудливыми и неописуемо уродливыми образованиями.

Эти образования играют важную роль в распространении ультразвука. Во время полета подковоноса они находятся в постоянном движении, изгибаясь из стороны в сторону, и действуют как отражатели, концентрирующие ультразвуковые сигналы в узкий пучок (фиг. 13, *Б* и 14, *Б*). Этот пучок, расходящийся под углом 20°, колеблется из стороны в сторону, «прочесывая» пространство на пути летучей мыши. Ультразвуковые сигналы гладконосых летучих мышей в отличие от сигналов подковоносов представляют собой импульсы, распространяющиеся во всех направлениях (фиг. 13, *А* и 14, *А*), хотя наибольшая интенсивность этих импульсов регистрируется непосредственно впереди летучей мыши.

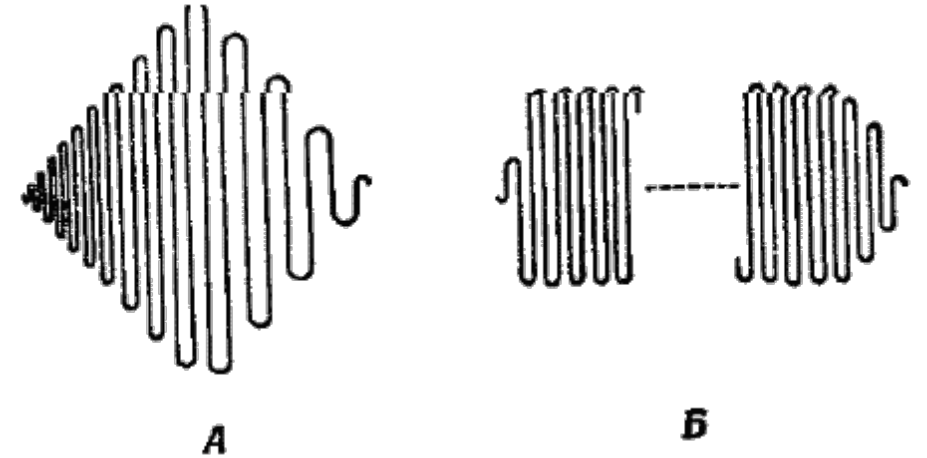


Фиг. 13.

А. Короткие, широко расходящиеся ультразвуковые импульсы гладконосой летучей мыши. Б. Длинный лучеобразный ультразвуковой импульс подковоносой летучей мыши, который «колеблется» из стороны в сторону.

Сигналы, издаваемые гладконосыми и подковоносыми летучими мышами, принципиально отличаются друг от друга. Импульсы гладконосых являются частотномодулированными: в каждом импульсе частота быстро меняется от высокой к низкой. Подковоносы, напротив, испускают импульсы почти постоянной частоты. Длительность каждого импульса сравнительно велика,

примерно 100 мс (тысячных долей секунды). Иногда эти звуки имеют достаточно низкую частоту, и тогда их можно слышать как слабое тиканье, похожее на тиканье наручных часов.



Фиг. 14.

А. Ультразвуковой импульс гладконосой летучей мыши изменяется по частоте, что выражается в различной плотности вертикальных линий, и по громкости. Б. Частота и громкость сигнала в ультразвуковом импульсе подковоносов летучей мыши остаются постоянными.

Эхо от сигналов, посылаемых летучими мышами, чрезвычайно слабое: иногда оно в 2000 раз слабее первоначального сигнала. Таким образом, уши летучей мыши должны решать две проблемы; зарегистрировать очень слабое эхо, которое намного слабее любых звуков, воспринимаемых ухом человека, и уберечься от оглушения импульсом, издаваемым всего на несколько тысячных долей секунды раньше, чем возвращается его эхо. Ушные раковины летучих мышей часто непропорционально велики. У некоторых видов, например ушанов, уши достигают в длину 4 см, что составляет почти половину общей длины их головы и туловища. Непосредственно перед слуховым проходом обычно имеется хорошо выраженный *козелок* (tragus). Одно время предполагали, что козелок повышает остроту слуха летучей мыши, направляя, подобно ушной раковине, звуковые волны в ухо; однако проведенные эксперименты не подтвердили это предположение: когда козелок загибали, то чувствительность сонара летучей мыши не изменялась, если же загибали ушную раковину, летучая мышь

становилась совершенно беспомощной.

Чувствительность внутреннего уха можно оценить, исследуя кохлеарные микрофонные потенциалы. Такую работу провел сотрудник Гриффина Галамбос. В ухе человека кохлеарные микрофонные потенциалы возникают в ответ на звуки частотой от 30 до 20 000 Гц. Оказалось, что летучие мыши также чувствительны к звукам частотой от 30 Гц; следовательно, нижняя граница их слухового диапазона примерно такая же, как у человека. Но мыши, по данным Галамбоса, улавливают звуки частотой до 90 000 или 100 000 Гц. Такие высокочастотные звуки мышь может слышать лишь в том случае, если они очень громкие, и летучие мыши, безусловно, не способны обнаруживать слабое эхо сигналов указанной частоты. Звуки, издаваемые летучими мышами во время полета, имеют частоту от 10 000 до 100 000 Гц, в зависимости от вида животного, но для эхолокации важны звуки частотой от 30 000 до 60 000 Гц, т. е. лежащие в диапазоне, для которого в ухе летучей мыши можно зарегистрировать четкие кохлеарные микрофонные потенциалы. Улитка этих животных обладает двумя структурными особенностями, которыми, по-видимому, объясняется ее высокая чувствительность. Часть улитки, расположенная рядом со стремечком, необычайно расширена, а базилярная мембрана, которая у всех млекопитающих в этом месте наиболее узкая, у летучих мышей сужена еще больше. До сих пор не известно, как влияют на остроту слуха эти структурные особенности, но представляется важным то обстоятельство, что звуки высокой частоты воспринимает как раз тот конец улитки, который расположен вблизи стремечка.

Нам трудно услышать слабый звук сразу после очень сильного; летучие мыши сталкиваются с еще большими трудностями, поскольку слабое эхо возвращается через какую-то долю секунды после того, как посылается громкий ультразвуковой импульс.

Оглушения не происходит благодаря находящейся в среднем ухе мышце, которая, сокращаясь, оттягивает стремечко от окна улитки. Мышца сокращается непосредственно перед посылкой импульса, а затем сразу расслабляется, так что ухо может воспринять отраженное эхо. Позже мы увидим, что частота посылки импульсов быстро возрастает по мере приближения летучей мыши к жертве. При этом мышца, прикрепленная к стремечку, уже не может сокращаться и расслабляться при каждом импульсе, она остается сокращенной, что затрудняет попадание в улитку как эха, так и «излучаемого» импульса. По-видимому, когда летучая мышь находится около своей жертвы,

это не так уж важно, поскольку от близких объектов приходят значительно более громкие эхо-сигналы, которые могут передаваться через лишенное таким образом чувствительности среднее ухо.

Звуки, издаваемые летучими мышами при ориентации, прослушиваются с помощью «детектора летучих мышей» как серии щелчков, очень напоминающих неторопливое «патт-патт-патт-патт» трактора, работающего вхолостую. Когда летучая мышь приближается к насекомому, щелчки учащаются, а когда она преследует его, детектор ревет как ленточная пила. Эти три фазы названы *фазой поиска, фазой приближения и заключительной фазой.* В фазе поиска звук служит для ориентации; в это время импульсы посылаются с большими промежутками. Когда летучие мыши летают в поисках насекомых, а также направляются к месту охоты или возвращаются обратно, они издают достаточно редкие ультразвуковые сигналы. Гладконосые летучие мыши посылают импульсы длительностью примерно 2 мс, и каждый импульс состоит из пятидесяти волн. Число испускаемых в секунду импульсов зависит от конкретной ситуации. Во время полета на высоте 12…15 м летучая мышь издает всего 4 или 5 имп/с. На меньшей высоте полета частота импульсов возрастает иногда до 10…12 в секунду.

Когда летучая мышь обнаруживает насекомое и направляется к нему (фаза приближения), частота импульсов возрастает. Когда, наконец, насекомое оказывается всего лишь в нескольких сантиметрах от нее, продолжительность импульсов уменьшается, а частота их достигает 200 в секунду, т. е. возрастает в 10…20 раз. По-видимому, высокая частота посылки импульсов увеличивает чувствительность сонара, и это позволяет летучей мыши настолько точно судить о положении своей жертвы, что она может, например, поймать раскрытым ртом крошечную плодовую мушку.

По изменению частоты импульсов при переходе от фазы поиска к фазе преследования легко рассчитать расстояние, на котором летучая мышь обнаруживает свою жертву. Сопоставляя фотографии со звуками, зарегистрированными «детектором летучих мышей», удалось определить, что малый бурый кожан способен обнаруживать плодовых мушек на расстоянии пятидесяти сантиметров, а то и метра. Более крупных насекомых, таких, как бабочки, летучая мышь может обнаружить на большем расстоянии. Воспринимая звуки, издаваемые самими насекомыми, например шум машущих крыльев, летучая мышь обнаруживает жертву задолго до того, как услышит эхо своих ультразвуковых сигналов.

Мы не будем обсуждать, какими способами летучие мыши выделяют интересующие их эхо (например, эхо, приходящие от возможной жертвы) из беспорядочной путаницы эхо-сигналов, приходящих от других объектов и ультразвуковых посылок других летучих мышей (такое обсуждение было бы весьма поверхностным, поскольку эти способы еще недостаточно хорошо изучены), — и так достаточно ясно, что эхолокационная система летучей мыши удивительно эффективна. С ее помощью животное может улавливать эхо, которое в 2000 раз слабее посылаемых ультразвуковых импульсов, и использовать это эхо, чтобы определить с большой точностью местонахождение объекта. Эхолокационная система летучей мыши, состоящая из «передатчика», «приемника» и «вычислительного устройства», весит примерно 7,5 г, а радарная установка — многие десятки килограммов. Радар обнаруживает различные объекты на расстоянии сотен километров, однако эти объекты должны иметь несколько метров в поперечнике. Летучая мышь обнаруживает насекомое длиной 8 мм, находящееся в двух метрах от нее. Итак, совершенно очевидно, что эхолокационная система летучей мыши значительно эффективнее радара (если учитывать массы этих систем).

Однако и у самых эффективных систем есть свои слабые стороны. Сипуху могут перехитрить кенгуровые крысы, обладающие сверхчувствительным слухом, а от летучих мышей ускользают некоторые их жертвы. Так, например, ночные бабочки и златоглазки способны улавливать ультразвуковые сигналы летучих мышей с помощью слуховых органов, напоминающих «уши» сверчков. Это было установлено путем регистрации нервных импульсов у обездвиженного насекомого в тот момент, когда через динамик передавались ультразвуковые сигналы летучей мыши или когда летучую мышь выпускали в помещении лаборатории. Слуховые органы бабочек воспринимают ультразвуковые сигналы частотой до 240 000 Гц, но наиболее чувствительны они к частотам в диапазоне от 15000 до 60 000 Гц, характерным для сигналов, издаваемых летучими мышами. Однако никому еще не удалось убедительно доказать, что насекомые улетают от летучих мышей. Имеется всего лишь одна фотография, на которой виден след бабочки, по спирали улетающей от летучей мыши. Этот снимок был сделан с помощью мультивспышки при изучении реакции ночных бабочек и златоглазок на ультразвуковые сигналы, посылаемые специальным генератором. Реакции насекомых были очень разнообразны. Если насекомые находились вблизи источника звука в момент его включения, они начинали проделывать

различные фигуры высшего пилотажа, мертвые петли и спирали, или пикировали вниз, где в обычных условиях могли бы спрятаться в траве. Если бабочки находились достаточно далеко от источника звука, они улетали прочь. По-видимому, при большой громкости ультразвука насекомые не могут определить, откуда он приходит, начинают метаться в разные стороны и вскоре пикируют; если же звук достаточно слаб, они способны определить местонахождение его источника и улетают в противоположную сторону.

Эта фотография до сих пор остается единственным убедительным доказательством того, что некоторые насекомые могут вовремя обнаружить летучую мышь и, таким образом, спастись от нее; однако вполне очевидно, что у насекомых имеются определенные преимущества перед летучей мышью. Последняя способна обнаружить насекомых лишь на достаточно близком расстоянии, когда она может услышать слабые эхо-сигналы; насекомые же воспринимают громкие импульсы летучих мышей на гораздо больших расстояниях. К тому же насекомые проворнее летучих мышей, им легче увернуться, и поэтому часто удается спастись; такой случай я и наблюдал в своем саду, когда летучая мышь пыталась поймать бабочку.

Реакцию бабочек на ультразвук можно истолковать как стремление избежать встречи с летучими мышами. Косвенное подтверждение этому было получено в экспериментах по регулированию численности насекомых-вредителей. В начале этого века европейского кукурузного мотылька случайно завезли в США, где он стал известен как кукурузный точильщик. Попытки борьбы с ним не увенчались успехом, и в конце концов он проник в кукурузные районы Среднего Запада, где является теперь серьезным вредителем. Кукурузный точильщик, или кукурузный мотылек, относится к тем ночным насекомым, которые, как известно, чувствительны к ультразвуковым сигналам летучей мыши. Зная это, два канадских энтомолога установили на кукурузном поле ультразвуковой генератор, поместив его на вращающийся столик; генератор поворачивали таким образом, чтобы звуковой луч, подобно лучу маяка, «прощупывал» все поле. При этом подбиралась такая скорость вращения, чтобы генерируемые сигналы были похожи на импульсы, посылаемые летучей мышью. Эксперимент был удачным, поскольку на исследуемом участке потери от кукурузного точильщика были в два раза меньше, чем на других полях. Отсюда можно сделать вывод, что эта «искусственная летучая мышь» и в самом деле отпугивала мотыльков.

Рассмотренные нами взаимоотношения летучих мышей и

ночных бабочек напоминают взаимоотношения сипух и кенгуровых крыс в том отношении, что в обоих случаях речь идет о развитии средств нападения и средств защиты; однако недавно эти взаимоотношения представились нам в совершенно ином свете. Летучие мыши прослеживают путь своей жертвы с помощью ультразвуковой эхолокации, а некоторые бабочки обнаруживают эти ультразвуковые сигналы и пытаются избежать опасности. А теперь стало известно, что некоторые бабочки сами способны производить ультразвуковые импульсы, которые отпугивают летучих мышей.

Было обнаружено, что если в двух или более метрах от такой бабочки пролетает летучая мышь, то можно зарегистрировать ультразвуковые щелчки, издаваемые насекомым. Услышав эти щелчки, мышь улетает прочь. Можно заставить летучую мышь избегать насекомых и других видов, если в момент ее приближения к ним воспроизвести записанные сигналы бабочки. По мнению ученых, щелчки служат предостережением для летучих мышей, свидетельствуя о том, что эти бабочки неприятны на вкус и поэтому лучше их не трогать. Неприятные на вкус насекомые — осы, пчелы, таволговая пестрянка и некоторые другие — нередко имеют яркую окраску, предупреждающую потенциальных врагов о грозящих им неприятностях. Если птица когда-нибудь по неосторожности съест осу, она, по всей вероятности, не будет трогать мух-журчалок с черными и желтыми полосками на брюшке. Однако предупреждающая окраска как средство защиты от летучих мышей бесполезна, поскольку летучие мыши охотятся в темноте по слуху; в связи с этим бабочки, о которых шла речь выше, подобно «ядовитым» дневным насекомым, выработали в процессе эволюции защитное приспособление, соответствующее их ночному образу жизни.

Насекомые — не единственная пища летучих мышей. Питающиеся рыбой летучие мыши, так называемые летучие мыши-бульдоги, живут вдоль побережья Америки от северо-западной Мексики до северной Аргентины, а также на острове Тринидад и на Антильских островах; два других вида — летучая мышь-рыболов и ложный вампир — также питаются рыбой. Чтобы установить, как летучие мыши определяют местонахождение рыбы, исследовали в лабораторных условиях поведение мыши-бульдога.

В сумерках эти летучие мыши покидают свои убежища в расселинах скал или дуплах деревьев и начинают носиться вверх и вниз над водой. Иногда при свете причаленных кораблей можно видеть, как летучие мыши проносятся над самыми волнами, время от времени касаясь воды. Скоростная фотосъемка показала,

что летучая мышь захватывает рыбу с помощью длинной и когтистой задней лапы, которую она на лету опускает в воду. Плывущую под водой рыбу невозможно обнаружить с помощью эхолокации, поскольку ультразвуковые импульсы почти полностью отражаются от поверхности воды. Проникает в воду лишь 0,1 % звуковой энергии, Подобным же образом любой отраженный рыбой звук становится на 99,9 % слабее, когда он выходит из воды; итак, совершенно очевидно, что летучая мышь не способна обнаружить рыбу, находящуюся под водой. Предположение о том, что летучие мыши наугад опускают в воду свои когтистые лапы, по-видимому, неправдоподобно; даже если бы они повстречали косяк рыбы, такой способ ловли был бы крайне неэффективным.

Чтобы решить эту проблему, нескольким летучим мышам-бульдогам предоставляли возможность вылавливать рыбу из мелкого бассейна. Они не в состоянии были обнаружить рыбу, плавающую даже у самой поверхности воды, однако сразу устремлялись к тому месту, где появлялась хоть какая-то рябь. Как показали более тщательные исследования, летучие мыши на расстоянии 60 см могут обнаружить проволоку диаметром 2 мм, которая выступает из воды всего на 6 мм. Итак, создается впечатление, что питающиеся рыбой летучие мыши ловят мелких рыбешек, которые случайно показываются на поверхности воды или вызывают на ней рябь. Этим, по-видимому, объясняется и тот факт, что летучие мыши-бульдоги иногда занимаются рыбной ловлей вместе с пеликанами. Они хватают рыб, когда те, в панике спасаясь от пеликанов, нарушают зеркальную гладь воды. Кроме того, случалось видеть, как эти летучие мыши коршунами налетали на стайки рыбешек, которых выгоняла на поверхность хищная рыба.

За тридцать лет, пролетевшие с того дня, когда Гриффин принес своих летучих мышей к профессору Пирсу, наши знания об ультразвуковом мире этих животных необычайно расширились; теперь известно, что и другие животные пользуются эхолокацией. Пока военные действия подводных лодок не заставили изобрести устройства для улавливания звуков подводного мира, было принято говорить о безмолвии океана. Впоследствии оказалось, что гидрофоны, предназначенные для обнаружения подводных лодок, воспринимали множество необычных звуков. Кажущееся безмолвие океана объясняется так же, как и неспособность летучих мышей-бульдогов обнаруживать рыбу под водой: поверхность воды служит преградой, сквозь которую звуки не могут проникать в воздух. Теперь мы знаем, что многие рыбы чрезвычайно «говорливы», а тюлени и киты

производят хрюкающие звуки и выводят трели. Поистине удивительно, что море считалось таким безмолвным: ведь морякам давно известно, что некоторые китообразные издают звуки. Белуху называют морской канарейкой; предполагают, что мифические сирены, которые пытались завлечь Одиссея и сбить его с курса, были на самом деле очень шумливые рыбы, которых называют морскими орлами.

Люди быстро научились распознавать издаваемые китами звуки — особенно после того, как одна подводная лодка осторожно приблизилась к большому киту, приняв его за вражескую подводную лодку. Позднее стало очевидным, что у китообразных тоже есть сонарные системы, поскольку дельфины обладают способностью избегать сетей даже в мутной воде. После второй мировой войны на юге США были построены океанариумы, что дало возможность в удобных условиях изучать некрупных китообразных. Излюбленным животным для экспериментов по изучению сонара служит дельфин афалина. Оказалось, что он чувствителен даже к звукам частотой выше 150 000 Гц и издает звуки частотой до 120 000 Гц; таким образом, вполне вероятно, что дельфин использует ультразвуковую эхолокацию.

У дельфина и других китообразных в процессе эволюции сформировалась голова, несколько отличная от головы других млекопитающих. Поэтому ноздри у них расположены на верхней части головы; между выступающими челюстями («клювом») и ноздрями расположена так называемая «дыня», эквивалентная нашей верхней губе. В ухе афалины нет слухового прохода, и барабанная перепонка лежит вровень с поверхностью тела. Более того, уши у нее расположены не симметрично по бокам головы, а одно несколько позади другого. Это напоминает расположение складок кожи на голове сипухи и, вероятно, также повышает способность животных определять местонахождение источника звука.

Поведение ручных дельфинов в океанариуме показало, что у них имеется такой же хороший сонар, как и у летучих мышей, если не лучше. Были проведены опыты, в которых дельфинов временно ослепляли, прикрывая им глаза резиновыми чашечками. Такие дельфины сохраняли способность избегать столкновения со всевозможными препятствиями у себя в бассейне, а один из них смог даже отличить наполненную водой желатиновую капсулу от куска рыбы такого же размера. Однако даже тем исследователям, которые постоянно с ними работали, дельфины не позволили надеть резиновую маску поверх «дыни», играющей, по-видимому, важную роль в передаче ультразвуковых

сигналов. Подопытные дельфины могли обнаруживать куски рыбы, помещенные впереди «дыни» над клювом, но не могли их найти, когда они находились под клювом. Кроме того, воспринимаемые микрофоном ультразвуковые сигналы становились гораздо громче, когда «дыня» оказывалась направленной прямо на микрофон. Создается впечатление, что «дыня» действует наподобие линзы, точно так же как кожистая складка подковоносой летучей мыши играет роль отражателя, концентрирующего ультразвуковые сигналы в виде узкого пучка.

Рассмотренные до сих пор эхолокационные механизмы представляли собой весьма сложные и совершенные системы для обнаружения жертвы, но у некоторых животных имеются более простые виды сонаров, которые используются ими только для ориентации. В тропических областях Старого Света живут плодоядные летучие мыши, или летучие собаки. В некоторых местах их считают вредителями, поскольку они наносят ущерб плодовым культурам. Большая часть летучих собак ориентируется с помощью зрения, а свою пищу (фрукты и нектар) обнаруживает по запаху. Среди них, однако, есть одна группа, которая использует сонар. В данном случае сонар звуковой, другими словами, импульсы этих летучих мышей мы можем слышать. Они производятся с помощью языка и звучат как щелчки.

У двух видов птиц также имеются звуковые сонары. Это пещерные стрижи-саланганы и жиряки (гуахаро). Первые живут в пещерах Юго-Восточной Азии; они широко известны благодаря своим гнёздам, построенным из густой слюны; эти гнезда используются для приготовления знаменитого «супа из ласточкиных гнезд». Было обнаружено, что некоторые виды указанных птиц ориентируются с помощью эхолокации, когда летают по своим пещерам, но интересно, что существует один вид саланган, представители которого обычно живут у самого входа в пещеру и не пользуются эхолокацией. Издаваемые саланганами импульсы звучат как частые пощелкивания; птицы пользуются ими для того, чтобы не натыкаться на стены пещер и отыскивать свои гнезда. Эти импульсы издаются от пяти до десяти раз в секунду. Частота их возрастает, когда птица приближается к какому-либо препятствию или когда освещение становится более слабым. По-видимому, у саланган, как и у летучих мышей, повышение частоты импульсов повышает чувствительность сонара. Гуахаро — тоже житель пещер. Эта птица обитает в Южной Америке и на острове Тринидад. Она ведет ночной образ жизни и питается плодами. Подобно пещерным саланганам, гуахаро использует свой сонар только для того, чтобы ориентироваться в темных пещерах.

Совсем недавно и довольно неожиданно для себя зоологи обнаружили способность использовать эхолокацию еще у одного животного. Уже давно известно, что землеройки негромко попискивают, когда обследуют незнакомые места или находят в своей клетке новый для них предмет. Можно было предположить, что эти звуки отражают работу эхолокационной системы, но казалось странным, чтобы такое «земное» существо, живущее в густых зарослях травы, применяло эхолокацию. Наличие эхолокационной системы у землеройки установили очень остроумным способом. Нескольких землероек заставляли преодолевать полосу препятствий, а в награду за это они получали пищу. Главная трудность заключалась в том, чтобы перепрыгнуть с одной платформы на другую. Опыты проводились в темноте, платформы были чисто вымыты, и поэтому животные не могли руководствоваться ни зрением, ни обонянием. За землеройками наблюдали с помощью инфракрасного снуперскопа (устройства, изобретенного во время второй мировой войны, которое помогало снайперам действовать ночью); животные бежали к первой платформе, обследовали ее края, а затем прыгали на вторую платформу, чтобы продолжить свой путь к пище. Если вторая платформа находилась на расстоянии менее 17 см от первой, землеройки без труда обнаруживали ее и совершали прыжок. Если же расстояние было больше, то они оказывались в затруднении, но пока вторую платформу не отодвигали более чем на 25 см, землеройки бегали взад и вперед по краю первой платформы; поведение землероек свидетельствовало о том, что они, по-видимому, могли обнаруживать вторую платформу.

Очевидно, сонар землероек еще слабее, чем сонары саланган и гуахаро, но тем не менее он, вероятно, играет важную роль в их жизни. Он указывает им, например, где находятся упавшие стволы деревьев, пучки густой травы или кучки земли. Это очень важно для мелких животных, которые подвергаются опасности всякий раз, когда пересекают открытое пространство.

ГЛАВА 5
Поле зрения

Для человека зрение — самое важное чувство: среди всех физических недугов именно слепота более всего отделяет нас от окружающего мира. Мы постоянно подчеркиваем нашу зависимость от зрения, употребляя такие слова, как «делать наглядным» или «видеть», когда говорим о процессах восприятия или понимания, совершенно не связанных с использованием зрения. Мы мыслим зрительными образами и поэтому не в состоянии непосредственно (наглядно!) представить себе, как можно воспринимать мир на основе звуков, подобно летучей мыши, или запахов, подобно собаке; это основная проблема при исследовании чувств животных. Чтобы решить эту проблему, мы преобразуем реакции нервной системы животных в наглядные изображения на бумажной ленте или кинопленке или же представляем их поведение в виде графиков и диаграмм, что дает возможность легко понять его, воспринимая информацию при помощи глаз.

По сравнению с другими млекопитающими мы находимся в необычайной зависимости от зрения. Большинство млекопитающих живет в мире запахов, тогда как чувством обоняния человека можно практически пренебречь по сравнению со зрением. Причину, по-видимому, следует искать в истории происхождения человека. Наши ближайшие родственники, обезьяны, также руководствуются в основном зрением, и это связано с их жизнью на деревьях. Чтобы почти непрерывно лазать по деревьям и прыгать с ветки на ветку, необходимо в течение долей секунды оценивать скорость и расстояние. В связи с такой необходимостью у приматов — группы животных, к которой принадлежат обезьяны, — развилось очень острое зрение, мгновенно информирующее их о точном расположении окружающих предметов и о том, как оно изменяется по мере их движения.

Наиболее примитивными приматами являются тупайи, обитающие в восточной Азии. Они живут на деревьях, у них длинные мордочки и хорошо развитое обоняние. От животных, подобных тупайям, произошли все остальные приматы. В процессе эволюции чувство обоняния стало менее важным, нос укоротился, а глаза — теперь уже совсем большие — переместились вперед. Эти характерные черты можно видеть и у других приматов, таких, как лори, лемуры и галаго, а также у

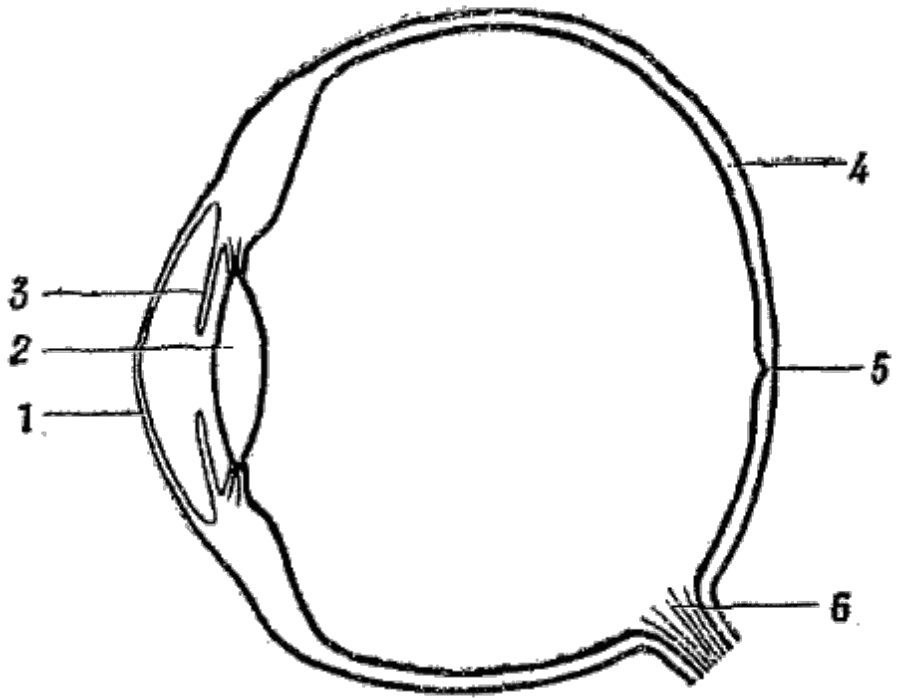
высших обезьян. Укороченные морды и измененное расположение глаз позволяют приматам хорошо видеть перед собой, а поскольку поля зрения каждого глаза перекрываются, приматы обладают трехмерным, или стереоскопическим, зрением, позволяющим им необычайно точно оценивать расстояния. Непосредственные предки человека, покинув деревья и начав питаться недоеденной хищниками добычей, а также охотиться на равнинах или по берегам рек, сохранили острое зрение своих прародителей, живших на деревьях. Прошли тысячелетия, прежде чем наши далекие предки превратились в людей, однако глаза всегда оставались у них наиболее развитыми органами чувств; именно это определяло их поведение и формировало его.

Повсюду в животном мире — начиная от одноклеточных простейших, которые уплывают от яркого света, и до перелетных птиц, ориентирующихся по едва уловимым изменениям положения солнца или звезд, — в основе восприятия света лежит один и тот же процесс: посредством химической реакции в рецепторных клетках световая энергия преобразуется в электрическую. Вспомогательные структуры органов зрения у всех животных также в основном сходны. Хрусталик фокусирует свет на рецепторных клетках, а специальное приспособление (в глазе позвоночных — радужная оболочка) пропускает на рецепторы свет, идущий только в определенном направлении. Иногда вспомогательные структуры очень просты, как, например, у дождевого червя; светочувствительные клетки, называемые *фоторецепторами,* распределены у этого животного по всей поверхности тела. Каждый фоторецептор содержит линзоподобную структуру, которая окружена клетками кожи, слегка раздвинутыми вверху. Между ними остается узкий канал, не шире булавочного острия, через который на фоторецепторы может попасть свет, распространяющийся только в одном-единственном направлении. Дождевой червь способен лишь отличать свет от темноты и, быть может, обнаруживать движения предметов, по мере того как тень от них падает сначала на один фоторецептор, а затем на другой. В глазах, имеющих более сложное строение, фоторецепторы сконцентрированы под одной линзой (хрусталиком). Изображение, полученное с помощью хрусталика, подвергается анализу, в результате чего животное может различать форму предметов.

В процессе эволюции глаз некоторых животных превратился в очень сложную структуру. В этой главе мы ограничимся рассмотрением глаз позвоночных, которые представляют собой пример такого развития. Глаза позвоночных, т. е. рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, включая

и человека, отличаются друг от друга только в деталях, и поэтому глаз человека может служить эталоном. Рассмотрим в общих чертах его строение.

Основные структуры человеческого глаза можно описать очень кратко (фиг. 15). Глазные яблоки расположены в углублениях черепа, называемых *глазницами;* позади глазного яблока находятся мышцы, при помощи которых осуществляется его движение. Спереди глаз защищен *веками,* которые автоматически смыкаются при любом прикосновении к ресницам или глазному яблоку; защитную роль играет также особая *слезная жидкость,* которая увлажняет глаз, смывает инородные частицы, а иногда изливается наружу. Свет попадает в глаз через прозрачное окошко — *роговую оболочку,* или *роговицу,* — проходит сквозь отверстие в *радужной оболочке* и попадает на *хрусталик,* который фокусирует его на *сетчатке.* Радужная оболочка, напоминающая диафрагму фотоаппарата, ограничивает количество падающего на хрусталик света. По существу перечисленные структуры можно разделить на две группы: сетчатку с ее фоторецепторами (светочувствительными клетками) и вспомогательные структуры, которые видоизменяют падающий на сетчатку свет.

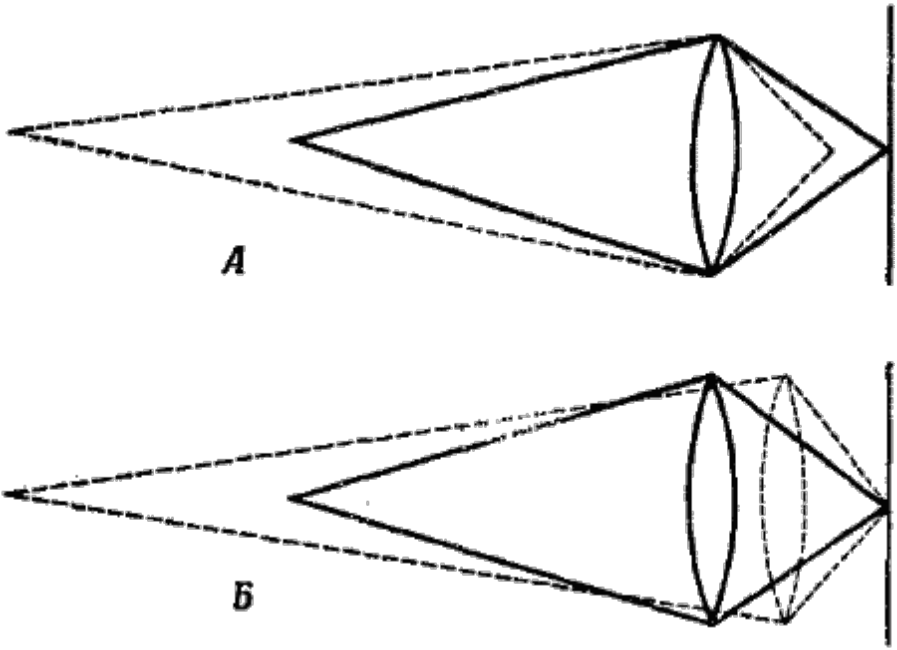


Фиг. 15. Схематическое изображение глаза человека

Проходя через роговицу и хрусталик, свет фокусируется на рецепторах сетчатки. Фокусировка осуществляется посредством изменения формы хрусталика. Количество света, входящего в глаз, регулируется диафрагмой радужной оболочки. Центральная ямка является наиболее чувствительной областью сетчатки; нервы и кровеносные сосуды проходят через сетчатку в области слепого пятна.

1 — роговица; 2 — хрусталик; 3 — радужная оболочка; 4 — сетчатка; 5 — центральная ямка; 6 — слепое пятно.

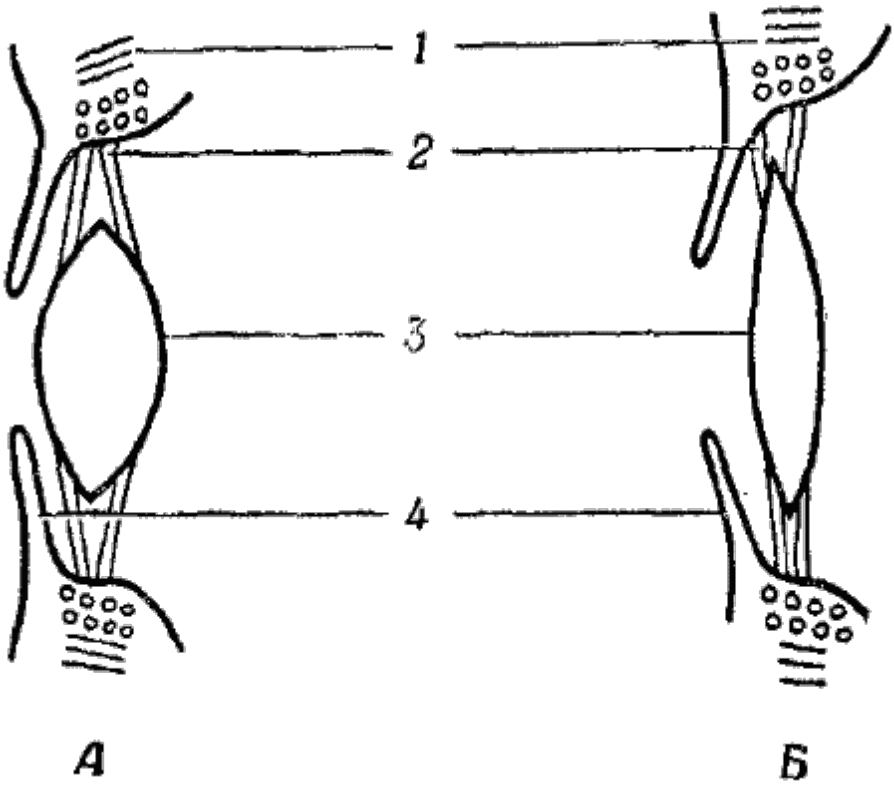
Вспомогательные структуры глаза образуются в процессе развития из покровных тканей животного. Главная их функция заключается в том, чтобы сфокусировать свет на сетчатке за счет искривления пути световых лучей. Когда луч переходит из одной прозрачной среды в другую, отличающуюся по оптической плотности, траектория его искривляется; этот процесс называется *преломлением* (фиг. 16). Мы не будем подробно рассматривать процессы, в результате которых идущие от объекта лучи фокусируются на сетчатке и создают изображение; это более уместно в книге по физике. Коротко говоря, входящие в глаз лучи света преломляются дважды: при переходе из воздуха в роговую оболочку и еще раз — когда проходят через хрусталик. Неподвижный хрусталик или линза может фокусировать только те световые лучи, источник которых находится на строго определенном расстоянии от глаза. В фотоаппарате линза фокусирует изображение разноудаленных объектов на расположенной позади нее пленке за счет того, что ее перемещают ближе или дальше от пленки. В глазах некоторых рыб и земноводных имеется аналогичная оптическая система: их почти сферические хрусталики способны двигаться подобно линзе фотоаппарата; они могут подтягиваться к сетчатке за счет сокращения особых мелких мышц и отодвигаться от нее при их расслаблении.



Фиг. 16. Механизм фокусировки

А. Если хрусталик фиксирован, он может фокусировать на сетчатке только те световые лучи, источник которых находится на строго определенном расстоянии от него. Б. Если хрусталик подвижен, он способен фокусировать свет, приходящий из любой точки.

У позвоночных фокусировка обычно осуществляется посредством *аккомодации,* т. е. за счет изменения преломляющей способности хрусталика (фиг. 17). Известно, что преломляющая способность линзы зависит от ее кривизны: чем больше кривизна, тем больше преломляющая способность. Благодаря эластическим свойствам хрусталика кривизна его может изменяться. Обычно хрусталик уплощен за счет сокращения окружающих его мышц. Когда мышцы расслабляются, хрусталик становится выпуклым и его преломляющая способность возрастает. Большая преломляющая способность необходима для фокусировки изображения близких предметов; чтобы сфокусировать изображения удаленных предметов, хрусталик уплощается, вследствие чего уменьшается его преломляющая способность.



Фиг. 17. Аккомодация хрусталика у человека

Фокусировка световых лучей, приходящих от разноудаленных источников света, осуществляется за счет изменения оптической силы хрусталика.

А. Хрусталик расслаблен и имеет округлую форму; При этом на сетчатке фокусируются изображения близко расположенных предметов. Б. Мышцы натянули связки, которые в свою очередь растялули хрусталик; фокусируются изображения удаленных предметов.

1 — мышцы; 2 — связки; 3 — хрусталик; 4 — радужная оболочка.

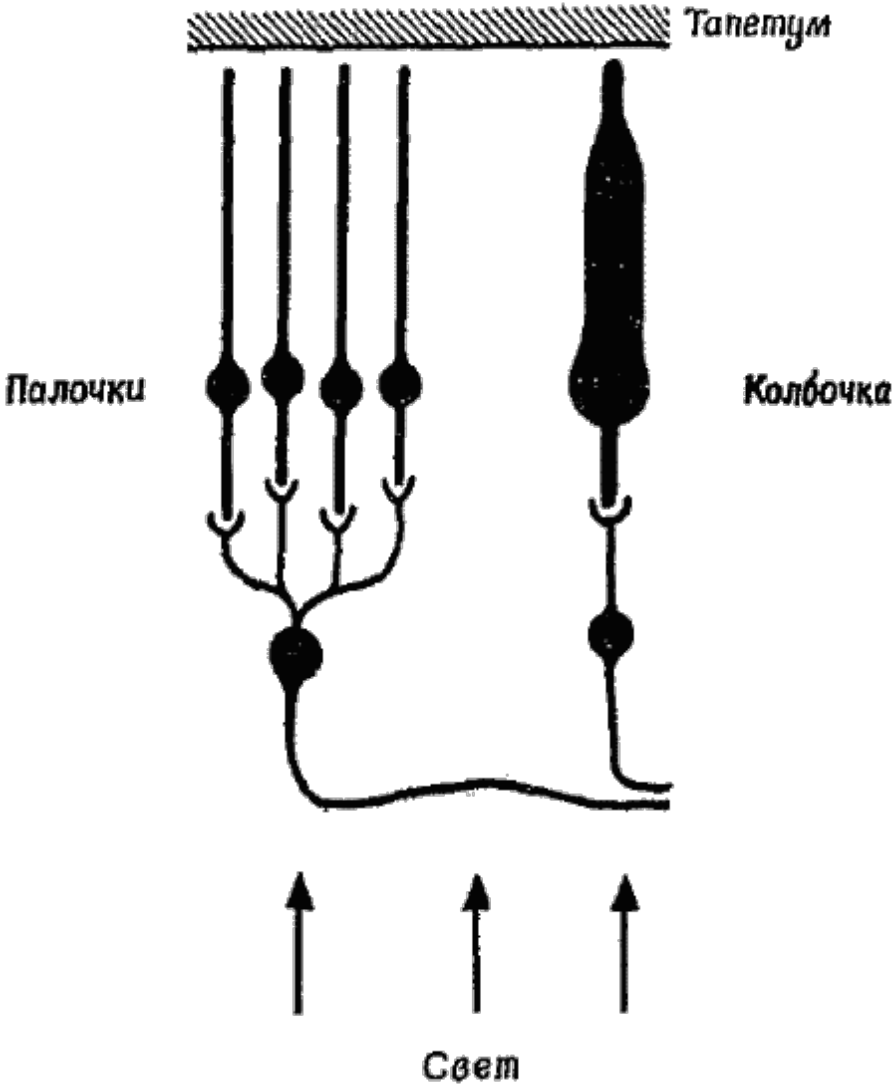
Непосредственно перед хрусталиком находится *радужная оболочка* — кольцо, образованное непрозрачной тканью мышц. Сокращение этих мышц изменяет отверстие кольца — *зрачок.* Самая важная функция радужной оболочки — уменьшать количество попадающего в глаз света, чтобы чувствительные клетки сетчатки не подвергались чрезмерному раздражению. Это особенно важно для ночных животных, например для кошек, у

которых очень чувствительная сетчатка.

Днем радужная оболочка у кошек почти полностью закрыта, так что остается только хорошо знакомая всем вертикальная щель, через которую проходит свет. Размер зрачка регулируется совершенно автоматически; однако, для того чтобы максимально расширенный зрачок сузился до минимума, требуется несколько минут, и поэтому мы «слепнем», когда внезапно выходим из темноты на яркий свет: зрачок быстро сужается, а затем начинает медленно расширяться, по мере того как сама сетчатка приспосабливается к новому, более яркому свету.

Сетчатка представляет собой вырост головного мозга, и этим объясняется одна весьма странная особенность ее строения. Дело в том, что фоторецепторные клетки сетчатки расположены позади нервных волокон и свет должен проходить через эти волокна. По-видимому, это не лучшая выдумка природы; это почти то же самое, что вставить пленку в фотоаппарат обратной стороной к объективу. Тем не менее сквозь нервные волокна к рецепторам может пройти достаточное количество света. Такое строение глаза имеет лишь один существенный недостаток. Чтобы попасть в мозг, эти волокна и кровеносные сосуды в определенном месте должны пройти через сетчатку. В этом месте нет рецепторов; оно называется *слепым пятном,* каковым и является в действительности.

В сетчатке человека имеются фоторецепторы двух типов: так называемые *палочки* и *колбочки* (фиг. 18). По внешнему виду они очень похожи друг на друга и отличаются только тем, что палочки уже колбочек. Фоторецепторы распределены по поверхности сетчатки неравномерно: палочки более многочисленны по краям сетчатки, а колбочки чаще встречаются в центре. В самой середине сетчатки находится крохотный участок диаметром 0,5 мм, называемый *центральной ямкой,* которая содержит одни только колбочки. Сетчатка глаза некоторых животных устроена иначе: у ночных животных она нередко состоит только из палочек, у дневных — иногда из одних лишь колбочек, а у хищных птиц в сетчатке каждого глаза имеется по две центральные ямки. Отсюда напрашивается вывод, что палочки и колбочки выполняют различные функции, и это подтверждается результатами анатомических и физиологических исследований сетчатки.



Фиг. 18. Расположение рецепторов в сетчатке

Прежде чем достичь палочек и колбочек, свет проходит через сеть нервных волокон. Если у животного позади сетчатки хорошо развит слой пигментного эпителия — тапетум, то рассеянный свет отражается назад к рецепторам. Тапетум играет здесь роль зеркальца. Четыре палочки соединены с одним нервным волокном, тогда как каждая колбочка соединена с отдельным волокном.

Колбочки служат для того, чтобы при ярком свете различать мелкие детали объектов. Каждая колбочка «присоединена» к

отдельному нервному волокну, по которому передаются в мозг сообщения о ее раздражении. В тех местах, где число колбочек велико, падающее на сетчатку изображение анализируется наиболее тщательно, поскольку сообщение в мозг поступает от каждой возбужденной колбочки.

У палочек нет индивидуальных нервных волокон. Они присоединяются группами к общему волокну, по которому в мозг передается информация от большого участка сетчатки. Вследствие этого палочки не могут осуществлять детальный анализ изображения. Система из нескольких (возможно, даже из нескольких сотен) присоединенных к одному нерву палочек обладает тем преимуществом, что позволяет отвечать на раздражение, производимое слабым светом. Такой свет может быть не настолько ярким, чтобы вызвать возбуждение колбочки и заставить ее послать импульсы в мозг; в то же время слабой стимуляции нескольких палочек оказывается достаточно для того, чтобы они вместе вызвали появление серии импульсов в общем нервном волокне.

Итак, колбочки служат для обеспечения детального зрения при хорошем освещении. Когда мы смотрим прямо на предмет, его изображение фокусируется непосредственно в области центральной ямки, где плотно прилегающие друг к другу колбочки создают высокую разрешающую способность. Палочки используются в основном при слабом свете, и поэтому в сетчатке животных, ведущих ночной образ жизни, их гораздо больше, чем колбочек. Хорошо известно, что при слабом освещении мы лучше видим «боковым зрением», и это объясняется тем, что колбочки расположены в основном по краям сетчатки.

Способность сетчатки различать детали проецирующегося на нее изображения — острота зрения — зависит от плотности фоторецепторов и количественного соотношения рецепторов и нервных волокон. Можно провести аналогию с фотопленкой: «зернистость» фотографии определяется плотностью светочувствительных зерен бромистого серебра, которое чернеет под действием света. В мелкозернистой пленке эти зерна расположены очень близко друг к другу, и падающее на нее изображение запечатлевается с максимальной резкостью; в крупнозернистой пленке зерна велики по размеру, и фотография получается нечеткой. Зерна бромистого серебра можно сравнить с отдельными фоторецепторами сетчатки. Плотно прилегающие друг к другу рецепторные клетки (в центральной ямке нашего глаза, например, на 1 мм^2 приходится 125 000 колбочек) обеспечивают «мелкозернистость», т. е. высокую разрешающую способность глаза. Рецепторы центральной ямки используются

нами преимущественно при выполнении работы, требующей особой остроты зрения, например во время чтения. Сразу за пределами центральной ямки число колбочек уменьшается до 6000 на 1 мм^2. Наибольшая плотность палочек — 150 000 на 1 мм^2, но поскольку к каждому нервному волокну присоединяется по нескольку палочек, они создают «крупнозернистое», размытое изображение.

Острота зрения измеряется наименьшим расстоянием, на которое можно приблизить друг к другу два предмета, чтобы они все еще воспринимались раздельно. Этот показатель легко определить у человека, поскольку человек может сообщать исследователю о том, что видит; для изучения остроты зрения у животных необходимо ставить опыты с условными рефлексами. Мы можем различать две светящиеся точки, лучи от которых приходят в глаз под утлом 1/60 градуса. Можно считать, что при таком расположении светящихся точек лучи от них падают на две колбочки, между которыми находится третья, остающаяся невозбужденной. Если лучи сходятся под меньшим углом, возбуждаются две соседние колбочки и мы видим только один источник света.

Из всех позвоночных птицы больше других зависят от остроты зрения, и поэтому именно среди них мы находим примеры превосходного развития этого чувства. Орлы и другие хищные птицы обнаруживают свою жертву, паря высоко в воздухе, а совы способны находить добычу при освещенности, которую создает пламя свечи на расстоянии 300 м. Структурные особенности сетчатки у этих птиц и обеспечивают такую поразительную остроту их зрения. Плотность колбочек в сетчатке канюка составляет около 1 млн. на 1 мм^2 (по сравнению со 125 000 на 1 мм^2 в сетчатке человека), и соответственно этому острота его зрения, по-видимому, в 8 раз больше, чем у человека.

«Схему соединений» палочек и колбочек с нервными волокнами можно увидеть под обычным микроскопом, но чтобы изучить механизм преобразования света в нервные импульсы, необходимо провести ультрамикроскопическое исследование сетчатки, используя для этого электронный микроскоп, микроэлектроды и различные химические вещества. Преобразование происходит в веретенообразной части палочки или колбочки, наиболее удаленной от места соединения клетки с нервом (фиг. 18). С помощью электронного микроскопа внутри этих веретен были обнаружены ряды тесно примыкающих друг к другу пластинок. В них содержатся зрительные пигменты, которые под действием света претерпевают химические изменения и каким-то образом заставляют чувствительную клетку

порождать электрический разряд. Механизм этой химической реакции известен достаточно хорошо, поскольку из чувствительных клеток при помощи простых методов можно выделить соответствующие химические соединения или даже исследовать их в самих этих клетках. Каким образом химическая реакция вызывает затем изменения в клеточной мембране, которые приводят к возникновению электрического разряда, еще предстоит выяснить.

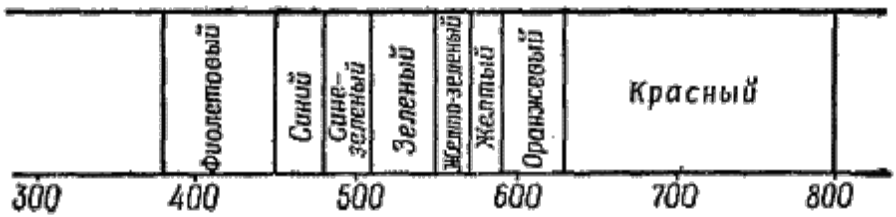
Свет, падающий на зрительный пигмент, можно рассматривать как катализатор, поставляющий энергию, необходимую для химических превращений. Если в темной комнате удалить у животного сетчатку и исследовать ее под микроскопом, то будет видно, что веретена палочек окрашены. Под действием света окраска быстро исчезает или блекнет; исчезновение окраски свидетельствует о том, что в пигменте произошли какие-то изменения. Окраска появляется вновь, если сетчатку опять поместить в темноту приблизительно на 20 мин. Таким образом, в естественных условиях внутри глаза может происходить один из двух возможных процессов: либо непрерывно вырабатывается новый пигмент взамен обесцветившегося, либо, если изменения пигмента обратимы, его первоначальная структура в темноте восстанавливается. В действительности реализуется вторая возможность.

Светочувствительный пигмент, который обеспечивает черно-белое зрение, называется *родопсином* или *зрительным пурпуром;* его химическая структура близка к структуре витамина А. Под действием света родопсин расщепляется на два вещества: *ретинен* и *опсин.* В темноте они снова превращаются в родопсин. Чувствительность этой системы настолько велика, что достаточно одного кванта, т. е. минимально возможного количества световой энергии, чтобы расщепить одну молекулу родопсина. Конечно, одной расщепленной молекулы слишком мало, чтобы мы смогли ощутить один квант света. На фоторецептор должно попасть много квантов, прежде чем сформируется нервный импульс, и мозг должен получить много таких импульсов, прежде чем мы увидим свет.

Мы убедились, что зрительный пигмент быстро обесцвечивается, когда на сетчатку попадает свет. Но каким же образом он восстанавливается? Наши глаза непрерывно движутся, хотя мы этого и не замечаем; поэтому свет никогда не попадает на какой-либо один фоторецептор более чем на мгновение. За то время, которое проходит, пока глаз возвращается в прежнее положение, пигмент успевает восстановиться. Если при помощи специальных зажимов лишить глаза возможности двигаться, мы

быстро «ослепнем» вследствие того, что весь родопсин расщепится.

Чувствительность глаза человека зависит от количества родопсина в фоторецепторах. Когда мы «привыкаем к темноте» и наши глаза адаптируются к ней, концентрация родопсина возрастает; при расстройстве зрения, которое называется «куриной слепотой», концентрация родопсина остается все время низкой. Во время второй мировой войны, когда радиолокационные установки держали в секрете, успехи ночных истребителей объясняли тем, что пилоты ели морковь. В таком объяснении содержится некоторая доля истины, поскольку витамин А — вещество, по своей структуре близкое к родопсину, — близок в то же время к каротину, который в изобилии содержится в моркови. Кроме того, уже несколько столетий назад было известно, что сырая печень, богатая витамином А, помогает при куриной слепоте.



Фиг. 19. Спектр видимого света. Шкала длин волн дана в нм (миллионных долях миллиметра)

Если продолжить аналогию с фотоаппаратом, то можно представить себе, что в сетчатке имеются как бы две фотопленки: черно-белая и цветная. Цветовое зрение обеспечивается колбочками; на ярком свету оно полностью вытесняет черно-белую картину, которую создают палочки. Пигменты, связанные с цветовым зрением, были открыты лишь в последние несколько лет, хотя уже сто лет назад К. Максвелл показал, что цветовое зрение является трихроматическим. Используя простое приспособление в виде вращающегося волчка, на который наклеивались полоски цветной бумаги, К. Максвелл показал, что все цвета и оттенки, которые мы различаем, слагаются из трех основных цветов: красного, зеленого и синего, смешанных в различных пропорциях. Каждый основной цвет представляет собой световые волны определенной длины; при их смешивании образуются световые волны, длины которых имеют промежуточное значение, и мы воспринимаем эти волны как другие цвета (фиг. 19). Исследования сетчатки, проведенные

недавно в Англии и США, показали, что в каждой колбочке содержится один из трех пигментов, поглощающих красный, зеленый или синий свет. Реакции колбочек на эти три цвета частично анализируются нервными элементами самой сетчатки; затем эта информация передается в мозг, в результате чего у нас возникает ощущение цвета. Если в сетчатке отсутствуют один или несколько пигментов, человек страдает цветовой слепотой. Например, при отсутствии красного пигмента человек слеп на красный цвет.

Как мы уже упоминали ранее, глаз человека можно считать эталоном. В нем имеются и палочки, и колбочки; он чувствителен к широкому спектру цветов, воспринимает достаточно слабый свет и способен улавливать движения объектов. У нас бинокулярное зрение; кроме того, мы можем фокусировать на сетчатке изображения предметов, которые удалены от нас на расстояние от 15 см до бесконечности. Тем не менее глаза многих животных в некоторых отношениях совершеннее наших. Однако есть и такие животные, у которых они по всем показателям хуже, чем у нас.

Поведение животного всецело зависит от чувствительности его сенсорных органов. Именно поэтому довольно просто обнаружить связь между чувствительностью какого-либо из сенсорных органов, например глаза, и особенностями поведения животного. Известно, что данные о соотношении палочек и колбочек в сетчатке отчетливо коррелируют с данными о том, в какое время суток активно животное. У некоторых животных, в том числе и у человека, в сетчатке содержатся как палочки, так и колбочки; такие животные активны и днем, и ночью. По-иному обстоит дело у собак, домовых сычей, слонов и медведей. В сетчатке животных, ведущих исключительно дневной образ жизни, обычно много колбочек; в противоположность этому сетчатка многих ночных животных, например карликовых галаго (bushbaby) и крыс, состоит исключительно из палочек. У них не такое уж острое зрение, но оно очень эффективно при слабом свете; кроме того, они могут улавливать малейшие движения окружающих предметов. Напротив, для животных, сетчатка которых состоит из одних колбочек, характерно чрезвычайно острое зрение, однако эти животные видят лишь при ярком свете. Существует один вид сусликов, которые по утрам не выходят из нор до тех пор, пока туда не заглянет солнце.

Естественно, что центральная ямка имеется в глазу только тех животных, сетчатка которых содержит колбочки; однако далеко не всегда при наличии колбочек в сетчатке можно обнаружить центральную ямку. Среди млекопитающих, например,

центральные ямки обнаружены лишь у человека и других приматов. Они встречаются также у некоторых ящериц и рыб, однако наибольшего развития они достигли у птиц. Пустельга, парящая на высоте 30 м, видит внизу в траве жуков и других насекомых; описан случай, когда она заметила маленькую бабочку на стволе дерева с расстояния около 180 м, тогда как следивший за птицей наблюдатель смог увидеть эту бабочку только с помощью сильного бинокля.

Важной структурой глаза, улучшающей ночное зрение животных, является *тапетум* — своеобразное зеркальце, благодаря которому светятся в темноте глаза кошки. Оно представляет собой слой серебристых кристаллов, служащих отражателем. В обычном глазе значительное количество света проходит сквозь сетчатку, не попадая на фоторецепторы, и поглощается расположенными позади нее тканями. Зеркальце отражает свет, который снова проходит через сетчатку и, следовательно, получает еще одну возможность воздействовать на рецепторы. Глаз кошки улавливает в полтора раза больше света, чем глаз человека, поэтому она способна видеть окружающие предметы при освещенности в шесть раз меньшей, чем требуется нам. Однако наличие зеркальца связано с определенным недостатком: оно делает изображение менее четким, поскольку при отражении лучи света рассеиваются. Зеркальце обнаружено у многих животных, главным образом у рыб. У тех из них, которые активны и днем, и ночью, часто есть еще и радужная оболочка, такая же, как у кошки. Днем она сокращается до такой степени, что зрачок превращается в узкую щель и предохраняет глаз от ослепления ярким светом, который дважды проходит сквозь сетчатку. Примером животного, менее популярного, чем кошка, но также имеющего щелевидный зрачок, является гигантская акула, которой приходится защищать свои глаза от света, когда она плавает у поверхности воды. Некоторые рыбы не «слепнут» благодаря особым пигментам, которые движутся вверх по фоторецепторам из расположенных позади сетчатки тканей, как бы занавешивая чувствительные палочки и оставляя открытыми менее чувствительные колбочки.

У рыб и других водных животных существуют свои особые проблемы, связанные со зрением. Вода поглощает свет, и водные животные всегда живут в полумраке, поэтому их глаза обязательно должны иметь зеркальце. С глубиной освещенность постепенно уменьшается, а ниже 400 м от поверхности воды солнечные лучи не проникают совсем. В этой кромешной тьме некоторые рыбы обходятся вообще без зрения, а другие обладают огромными глазами; палочки в сетчатке этих рыб увеличены и

содержат много пигмента; благодаря этому появляется большая возможность уловить свет, каким бы слабым он ни был. К тому же плотность палочек в сетчатке таких животных очень велика — до 25 млн. на 1 мм^2, — в результате уменьшается вероятность того, что свет пройдет мимо них. На больших глубинах глаза могут быть полезны лишь для того, чтобы обнаружить свет, излучаемый рыбами и другими животными. Этот свет возникает в особых органах в результате химических реакций или жизнедеятельности бактерий; светоизлучающие органы часто бывают снабжены отражателями и линзами.

О назначении светоизлучающих органов глубоководных морских животных мы можем в основном только догадываться. Лишь в последнее время благодаря созданию глубинных камер для подводных исследований, таких, как «Батискаф» профессора Пикара, появилась возможность увидеть глубоководных животных в естественных условиях. Очень может быть, что характерный рисунок, образуемый светящимися органами, помогает разнополым животным находить друг друга; нет никаких сомнений и в том, что хищные рыбы отыскивают свою жертву по излучаемому ею свету. Бывает и так, что «попадается тот, который кусается». Например, у глубоководной рыбы-удильщика имеется своеобразная приманка, напоминающая удочку со светящимся червячком, покачивающимся перед ее пастью. Полагают, что колеблющаяся приманка привлекает маленьких рыбок, которые и становятся жертвой рыбы-удильщика.

Рыбы, обитающие в поверхностных слоях воды, а также морские птицы и млекопитающие сталкиваются с другой проблемой. Лучи света значительно искривляются при переходе из воздуха в роговицу; у сухопутных животных преломление света происходит главным образом за счет роговицы, а не за счет хрусталика. В воде, однако, роговица перестает преломлять свет, и поэтому у водных животных хрусталики обладают соответственно большей преломляющей способностью. Когда эти животные выходят из воды, они сразу становятся близорукими, поскольку их роговица начинает преломлять свет. Пингвины, например, — мастера подводного лова рыбы, но на суше они близоруки до крайности. Нетрудно бывает приманить пингвина, имитируя его крик. Он отвечает на зов, подходит вперевалку и обнаруживает свою ошибку только тогда, когда до человека остается всего несколько шагов. Некоторые птицы, например гагары и оляпки, преодолевают описанную трудность за счет особого строения хрусталиков, которые могут приспосабливаться и к тем, и к другим условиям. Под водой хрусталики становятся округлыми, и их преломляющая способность возрастает; этим

компенсируется неспособность роговицы преломлять свет в воде. В воздушной же среде хрусталики уплощаются, что обеспечивает хорошее зрение.

Глаза водоплавающих птиц, первоначально служившие им в воздушной среде, теперь приспособились к новым условиям и могут функционировать под водой. Обратную картину мы наблюдаем у некоторых рыб, которые периодически покидают воду. Илистый прыгун, обитающий в тропиках, проводит большую часть времени на литорали или в маленьких лужицах на морском берегу. Хрусталики его глаз сплюснуты, как у сухопутного животного, а сами глаза расположены на своего рода выдвижных «турелях», которые могут вращаться. Благодаря такому расположению глаз илистый прыгун способен смотреть во все стороны. «Очки» из прозрачной кожицы, расположенной поверх роговицы, предохраняют его глаза от высыхания. Еще более удивительны четырехглазые рыбы. Одна из таких рыб живет на больших глубинах и имеет вторую пару глаз, в которых также есть роговица, хрусталик и сетчатка; эти глаза направлены вниз, тогда как основная пара глаз смотрит вперед. Четырехглазые рыбы южноамериканских рек, как правило, плавают у поверхности воды, выставляя наружу верхнюю половину своих выпученных глаз. «Ватерлиния» делит роговицу пополам. Сетчатка также разделена на две части, в результате чего приходящие из воздуха лучи света попадают на одну ее половину, а идущие из воды — на другую. Совершенно неизвестно, почему у этих рыб существуют как бы две зрительные системы: надводная и подводная. Разумно было бы предположить, что четырехглазка может одновременно и отыскивать пищу под водой и обнаруживать насекомых, падающих на поверхность воды; однако четырехглазка, добывая себе пищу, обычно ныряет за своей жертвой, после чего всплывает снова. По-видимому, верхние глаза служат как бы перископами, с помощью которых четырехглазка следит за летающими над водой хищниками.

Из всех существующих чувств цветовое зрение труднее всего поддается изучению. Мы сами часто бываем очень субъективны, когда речь идет о различении цветов, например при выборе обоев, которые бы подходили по тону к коврам. Более того, можно быть слепым на какие-то цвета и не подозревать об этом до тех пор, пока это не обнаружится при специальной проверке. Когда речь идет о животном, нельзя делать вывод о его способности воспринимать цвет только на том основании, что в сетчатке у него обнаружены колбочки. Колбочки есть у многих животных, не различающих цвета, и служат они лишь для обеспечения остроты черно-белого зрения. Для того чтобы определить, реагирует ли

животное на различные цвета, необходимо исследовать его поведение, а такое исследование связано с определенными трудностями. Если животное обучено выполнять какие-то условнорефлекторные действия в ответ на предъявление цветного предмета, это еще не означает, что оно реагирует именно на его цвет, т. е. на определенную длину световой волны. Вполне возможно, что животное реагирует на интенсивность света, отраженного от этого предмета, иными словами, различает только оттенки серого цвета.

Быть может, в связи с этой трудностью ученые проявили крайнюю осторожность при решении вопроса о том, обладают ли животные цветовым зрением. Теперь уже почти все признают, что бык реагирует на колебания тряпки, а не на ее красный цвет, однако многие еще убеждены, что их четвероногие друзья способны различать цвета. Рассказывают историю о собаке, у которой был любимый мяч ярко-желтого цвета. Мяч потерялся, и с тех пор собака при виде цветущего одуванчика возбужденно бросалась к нему — увы, лишь для того, чтобы разочароваться. В другой истории, которую часто приходится слышать с различными подробностями, рассказывается о том, как теленок проникся любовью к ведру, из которого его кормили. Возможно, что теленка можно приучить к желтому ведру, тогда он впоследствии не будет обращать внимания на голубые ведра, наполненные пищей, но зато будет лизать пустое желтое ведро. Это хороший пример «естественного» эксперимента по выработке условного рефлекса, однако он ни в коем случае не доказывает, что телята отличают желтый цвет от голубого. От желтого ведра отражается больше света, чем от голубого, и поэтому телята могут воспринимать желтое ведро просто как серое, но более светлого оттенка.

Убедительно доказать, что какое-либо животное обладает цветовым зрением, можно только с помощью тщательных опытов с условными рефлексами. Г. Дюкер провел большую серию экспериментов, в которых самые разные животные, для того чтобы получить пищу, должны были поднимать крышки ящиков, окрашенных в различные цвета, в том числе и в различные оттенки серого цвета, соответствующие яркости света, отражаемого цветными крышками. Если исследуемое животное действительно могло видеть какой-либо цвет, например красный, оно должно было различать крышки красного и серого цвета одинаковой яркости. Результаты этих и других опытов показали, что золотистые хомячки не различают цветов, у собак и кошек цветовое зрение развито слабо, жирафы видят некоторые цвета, но путают зеленый, оранжевый и желтый. Лошади, овцы, свиньи и

белки также различают некоторые цвета. Обезьяны и большинство птиц обладают хорошим цветовым зрением.

В отношении других животных все еще имеются некоторые сомнения. Дело в том, что результаты опытов с условными рефлексами трудно точно интерпретировать. Животное может видеть некоторые цвета, но не реагировать на них, предпочитая им другие, возможно потому, что его глаза к ним более чувствительны. Известно, что морские птицы особенно хорошо видят красный цвет. Только что вылупившиеся из яйца птенцы чаек и птиц близких к ним видов — крачек и поморников — клюют своих родителей в клювы, чтобы заставить их отрыгнуть пищу. Когда птенцам этих птиц, выведенным в инкубаторе, показывали искусственные «клювы» из цветной бумаги, они чаще клевали красный клюв, чем какой-либо другой. Менее точный, но достаточно забавный эксперимент провел в 1910 году М. Левик. Он расположил на краю колонии пингвинов кучи разноцветных камешков. Эти кучи показались пингвинам очень удобным источником материала для гнезд, и они начали перетаскивать камешки к своим подругам. Однако пингвины не любят далеко ходить за камешками и используют любую возможность, чтобы украсть их у своих соседей. В результате камни медленно передвигались по колонии пингвинов по мере того, как их выкрадывали из одного гнезда и перекладывали в другое. М. Левик заметил, что красные камешки продвинулись дальше всех; это дает основание предположить, что пингвины, как и чайки, всем другим цветам предпочитают красный.

Возможно, что эти птицы оказывают предпочтение красному цвету благодаря тому, что в их колбочках имеются капельки жира, играющие роль фильтров. Эти капельки, по-видимому, поглощают коротковолновые световые лучи (голубые и зеленые) и повышают таким образом чувствительность глаза к свету с большей длиной волны, т. е. к красному; однако это явление представляет собой лишь побочный результат действия фильтров. Главное преимущество, которое дают эти фильтры состоит, вероятно, в том, что они уменьшают ослепительный блеск моря и действуют как внутренние защитные очки, облегчая птицам отыскание пищи.

Напротив, лягушки, как известно, особенно чувствительны к голубому цвету. Физиологический механизм, обеспечивающий такую специфическую чувствительность, — прекрасный пример того, как органы чувств фильтруют информацию, поступающую из окружающей среды; они сообщают мозгу только минимум необходимых для его деятельности сведений и не перегружают его излишними данными. Если бы мы продолжили аналогию

между глазом и фотоаппаратом, это завело бы нас слишком далеко. Очень удобно сравнить их оптические системы, сравнить диафрагму с радужкой и даже сопоставить зерно фотографической пленки с расположением фоторецепторов; однако неверно было бы предположить, что волокна зрительного нерва прямо передают в мозг полную картину того, что видит глаз. Совершенно ясно, что это невозможно. В сетчатке содержится больше фоторецепторов, чем волокон в зрительном нерве, и поэтому в ней непременно должен происходить предварительный отбор информации. И в самом деле, изображение анализируется в значительной степени уже в сетчатке, в результате чего в мозг передается только самая важная информация. Эта информация кодируется в сетчатке, превращаясь в серии нервных импульсов, и «расшифровывается», когда приходит в мозг. Эксперименты на лягушках с использованием микроэлектродов, регистрирующих нервные импульсы, приходящие в мозг, показали, что хотя лягушка и обладает хорошим цветовым зрением во всем диапазоне цветов, особенно сильно она реагирует на голубой цвет. Как только в глаз лягушки направляли голубой свет, электроды регистрировали вспышку нервных импульсов, направляющихся в мозг. Конечно, эти результаты еще нельзя было считать доказательством того, что лягушки каким-то образом используют такую информацию; необходимо было показать, что и в поведении лягушек проявляется предпочтение к голубому цвету. Это было сделано следующим образом. Лягушек помещали в ящик с двумя окошками, позади которых располагали экраны различного цвета. Животные, подталкиваемые порой легким уколом, выпрыгивали через окошки; для доказательства, что лягушки предпочитают прыгать через голубые окошки, следовало лишь подвергнуть этому испытанию достаточное количество животных при различных сочетаниях цветных экранов.

Читателю, по-видимому, интересно, почему лягушка, будучи водным животным, так чувствительна к голубому цвету, тогда как морские птицы относительно мало чувствительны к нему. Эксперименты с цветными окошками показали, что голубой цвет является хорошим ориентиром для лягушки, тогда как зеленый не оказывает на нее никакого воздействия. Попробуем поставить себя на место лягушки, которая в естественных условиях живет в густых зарослях по берегам озер или рек: все вокруг кажется зеленым, кроме воды, хорошо отражающей голубой свет. Даже в пасмурный день, когда вода становится свинцово-серой, озеро все же отражает голубой свет. Внезапно появляется враг, лягушке необходимо скрыться от него — но куда? Очевидно, безопасное

убежище находится в голубой воде, и именно туда автоматически направляется лягушка.

Такого рода отбор информации, в результате которого животное реагирует только на определенную часть окружающего его мира, часто приводит нас к заключению о полном отсутствии разума у этого животного; однако все дело, вероятно, в том, что животное видит иной мир, чем видим мы с вами. То, что сразу бросается в глаза нам, может быть невидимым для животного. Лягушка, окруженная только что убитыми насекомыми, будет голодать и может даже умереть от голода. Нам это кажется нелепым, поскольку, на наш взгляд, нет почти никакой разницы между движущимся и неподвижным насекомым; однако этот опыт показывает, что глаза лягушки обладают еще одним весьма совершенным механизмом отбора информации, позволяющим сэкономить некоторое количество нервных волокон, необходимых для передачи в мозг важных сведений.

Регистрируя с помощью микроэлектродов импульсы в отдельных нервных волокнах зрительного нерва лягушки, удалось показать, что ее глаз выделяет четыре основных информационных признака предметов, которые она видит. Если перед лягушкой поместить экран с маленьким черным кружком в центре, она не будет на него реагировать. Если же этот кружок передвигать по экрану, то в нервном волокне будет регистрироваться целый поток нервных импульсов. Ответную реакцию вызовет любая движущаяся модель, если она мала по величине и имеет округлые контуры. Иными словами, очертания модели должны приблизительно соответствовать очертаниям насекомого. Этот физиологический механизм получил название *детектора насекомых.* Информация, поступающая от детектора насекомых, уточняется *детектором контура,* который состоит из рецепторов, реагирующих на резкую границу света и тени в поле зрения лягушки.

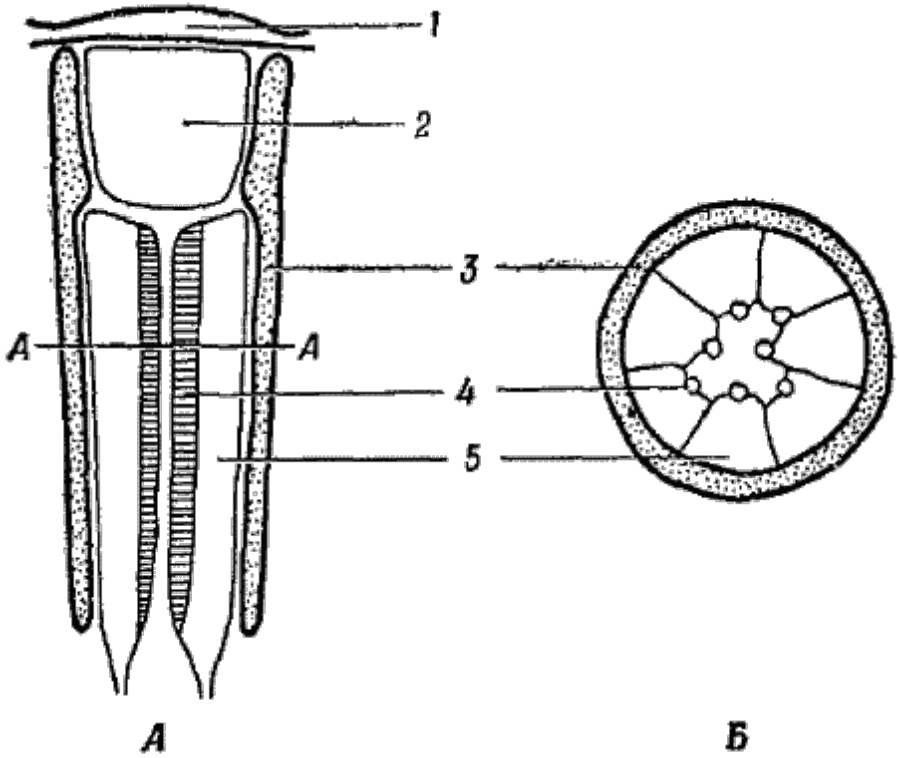
Две другие системы нервных волокон играют меньшую роль. Одна из них реагирует на движение объекта, т. е. на быстрый переход от света к темноте, другая — на затемнение всего поля зрения, например когда на глаза падает тень. В сумме эти четыре системы нервных волокон передают в мозг информацию о наиболее важных характеристиках объектов того мира, в котором живет лягушка: они обнаруживают маленькие движущиеся объекты — вероятную добычу, не реагируя при этом на неживые предметы; однако эти системы продолжают следить за жертвой, когда она перестает двигаться. Они сообщают лягушке о приближении врага, когда на нее падает его тень.

Зрение помогает лягушке решать стоящие перед ней

несложные задачи: находить пищу, обнаруживать врагов, а обнаружив их — скрыться в каком-нибудь убежище; однако все остальное в окружающем мире может проходить стороной, не вызывая у лягушки никакого интереса. Животные с более сложным поведением должны воспринимать из окружающего их мира больше сведений, но и эти животные будут выбирать только то, что представляет для них особый интерес: птенцы чаек клюют красный клюв своих родителей, да и мы сами, когда пробираемся по людной улице, выделяем важные для нас объекты, например движущиеся автомобили и пешеходов, с которыми можем столкнуться. В конечном счете во всем этом есть глубокий смысл, над которым стоит задуматься. Лягушка реагирует лишь на малую часть того мира, который ее окружает. Мы полагаем, что видим все вокруг нас, но весьма вероятно, что при этом мы, в действительности, не замечаем какую-то часть мира, окружающего нас, и эгоцентрически отказываемся допустить возможность ее существования.

ГЛАВА 6
Зрение в ином свете

Глаза насекомых и других членистоногих представляют собой сложные органы, состоящие из множества одинаковых элементов. В каждом таком элементе, называемом омматидием (фиг. 20), представлены все составные части глаза; соседние омматидии отделены друг от друга слоем светонепроницаемого пигмента. Роговица представляет собой прозрачный участок твердой кутикулы, покрывающей все тело насекомого. Под роговицей расположен хрусталик, который фокусирует свет на ретинальных клетках. Эти фоторецепторные клетки (обычно их бывает 7 или 8) связаны с мозгом при помощи нервных волокон. В состав каждой такой клетки входит рабдомер — палочкообразная структура, ориентированная параллельно длинной оси клетки и расположенная на той ее стороне, которая обращена внутрь омматидия. Все вместе рабдомеры образуют единую структуру — *рабдом.* Рабдомеры служат как бы «световодами», по которым свет от хрусталика распространяется по краям клеток ретинулы и вызывает в этих клетках фотохимическую реакцию того же типа, что и в глазе человека.

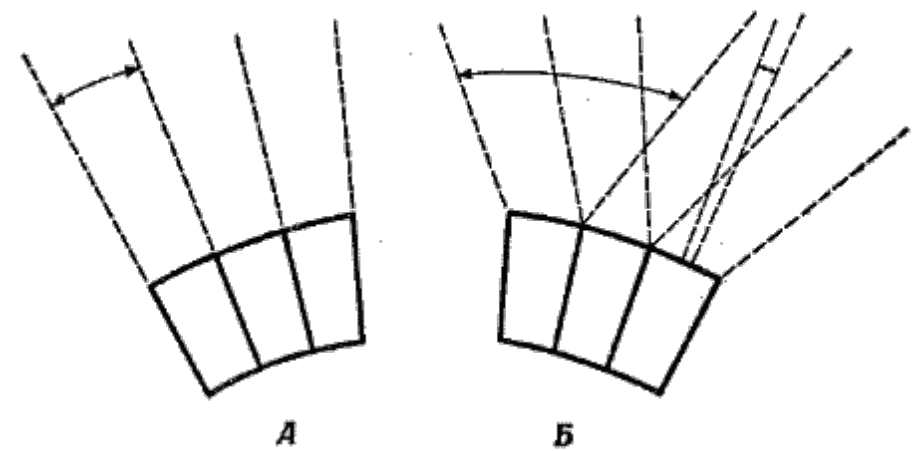


Фиг. 20. Продольный и поперечный разрезы омматидия — элемента сложного глаза насекомых

А. Продольный разрез омматидия. Каждый омматидий отделен от соседних омматидиев слоем пигмента 3. Роговица и хрусталик 2 фокусируют свет на рабдомерах 4, по которым он распространяется к светочувствительным пигментам в клетках ретинулы 5. Б. Поперечное сечение омматидия на уровне А — А, иллюстрирующее расположение клеток ретинулы и рабдомеров.

Всего несколько лет назад принципы функционирования сложного глаза казались совсем простыми, но впоследствии, когда были разработаны более тонкие методы исследования (например, микроэлектродная техника), прежняя теория была опровергнута. Хотя в настоящее время мы располагаем достаточно обширными сведениями о работе отдельных частей глаза насекомого, законченное представление о его функционировании у нас еще не сложилось. По классической теории, сложный глаз насекомого рассматривался как пучок трубочек (омматидиев), каждая из которых заканчивается светочувствительным элементом — ретинулой. Считалось, что

омматидий пропускает к ретинуле только те световые лучи, которые более или менее параллельны его оси (фиг. 21, *А*), и, следовательно, воспринимает лишь небольшую часть окружающего мира — ту часть, которая находится прямо перед ним. Полная картина этого мира, как полагали ученые, создается всем комплексом омматидиев и представляет собой мозаику, состоящую из множества точек различной яркости, которая зависит от количества света, падающего на каждую ретинулу. Такая теория четко объясняла, каким образом насекомые обнаруживают движущиеся предметы. Если какой-то объект перемещается в поле зрения насекомого, он последовательно стимулирует все новые и новые омматидии. Однако мозаичное изображение должно быть очень грубым по сравнению с изображением, которое возникает в глазу человека. Другими словами, глаз насекомого, по-видимому, характеризуется очень слабой остротой зрения, или разрешающей способностью, которая в свою очередь зависит от числа омматидиев в глазу. Число омматидиев в каждом глазу стрекозы, которая летает очень быстро и обычно охотится, руководствуясь зрением, достигает 28 000. Глаз стрекозы может улавливать малейшие движения предметов на расстоянии 12 см, тогда как рабочий муравей с ничтожным числом омматидиев вряд ли способен на большее, чем отличать свет от тьмы.



Фиг. 21. Схема, показывающая восприятие омматидиями световых лучей в соответствии с классической теорией зрения насекомых (А) и с результатами электрофизиологичёских экспериментов (Б)

Согласно классической теории, каждый омматидий может улавливать только лучи, параллельные его оси; острота зрения

насекомого, по этой теории, определяется величиной угла между осями соседних омматидиев. Результаты современных исследований показывают, что отдельный омматидий способен различать световые лучи, падающие на него под разными углами; следовательно, глаз насекомого обладает большей остротой зрения, чем полагали раньше.

Существование мозаичного изображения впервые убедительно доказал немецкий ученый Экснер, который сфотографировал окно сквозь фасеточный глаз светляка, помещенный на предметное стекло микроскопа. На фотографии было видно расплывчатое изображение оконного переплета, а за ним — неясные очертания собора. Позднее определили остроту зрения сложного глаза насекомых. Полученная величина давала основание считать, что этот глаз способен различать два источника света лишь в том случае, если идущие от них лучи попадают в два соседних омматидия. При этом полагали, что свет проникает в омматидий только тогда, когда распространяется практически параллельно оси омматидия.

К несчастью для классической теории мозаичного зрения, эти эксперименты показали, что ценность метода условных рефлексов при исследовании органов чувств весьма ограниченна. Позднее, когда была разработана методика регистрации с помощью микроэлектродов нервных импульсов, возникающих в отдельных омматидиях, исследователям стало ясно, что омматидий представляет собой нечто более сложное, чем простую трубочку. Электрофизиологические эксперименты показали, что «сектор обзора», в пределах которого каждый омматидий чувствителен к световым лучам, составляет 20…30˚, а не 2…3˚, как утверждала классическая теория (фиг. 21, *Б*). В то же время омматидий способен различать два луча, идущих под углом 1/3˚ друг к другу, тогда как из классической теории следовало, что глаза насекомых способны различать два луча, если угол между ними составляет не менее одного градуса, т. е. если каждый луч возбуждает отдельный омматидий. Итак, омматидий получает свет от большей области окружающего пространства, чем предполагали раньше, а сложный глаз обладает большей остротой зрения. Это означает, что каждый омматидий «видит» какое-то изображение, а не просто отличает свет от темноты.

Более того, поля зрения соседних плотно прилегающих друг к другу омматидиев должны перекрываться. Таким образом, классическая теория оказывается несостоятельной; новая же теория, которой предстоит занять ее место, пока что создается довольно медленно. Отчасти это объясняется тем, что создание

новых методов и освоение полученной с их помощью поистине необозримой информации требует много времени. Изучая отдельные аспекты функционирования сложного глаза, исследователи обнаруживают все новые тайны, для исследования которых необходимы новые методы.

Более тщательно изучены теперь и вспомогательные структуры сложного глаза. Каждый омматидий собирает информацию от сравнительно большого участка окружающей среды, и отдельное светящееся пятно воспринимается сразу несколькими омматидиями. Таким образом, информация, получаемая соседними омматидиями, в значительной степени перекрывается. Отсюда следует, что клетки ретинулы получают невероятно сложную и запутанную информацию, которая должна быть рассортирована и закодирована в густой сети нервных волокон, расположенных позади ретинальных клеток. Именно эту нервную сеть нужно исследовать, чтобы разгадать секреты зрения насекомых. Весьма возможно, что в результате таких исследований будет обнаружен некий механизм, сортирующий и кодирующий информацию, подобный механизму, который имеется в улитке уха человека, где поступающая в кортиев орган сложная совокупность колебаний преобразуется в закодированное сообщение, состоящее из нервных импульсов.

Между тем остается открытым вопрос: почему в опытах с условными рефлексами, подтвердивших классическую теорию, были получены столь заниженные данные об остроте зрения насекомых? Считалось, что насекомое может различать два источника света лишь в том случае, если угловое расстояние между ними не меньше 1…2°, тогда как позднее с помощью микроэлектродов было показано, что сложный глаз способен различить источники света, расположенные в 10 раз ближе друг к другу. Таким образом, оптическая система и нервные волокна сложного глаза имеют достаточно хорошую разрешающую способность, и вполне вероятно, что возможности зрения насекомых ограничивает центральная нервная система. Быть может, насекомые не могли различать два близко расположенных источника света по той же самой причине, по которой лягушки не могли увидеть мертвых мух: изображение этих мух возникало на сетчатке, но лягушки не «приспособлены» к тому, чтобы на него реагировать (см. гл. 5). И действительно, поведение некоторых насекомых свидетельствует о том, что они обладают исключительно высокой остротой зрения и могут различать мельчайшие детали.

Существует несколько видов ос, которые в отличие от своих общественных собратьев ведут одиночный образ жизни. Эти осы

— отличные охотники; они ловко схватывают и жалят свою жертву, а затем складывают добычу в норках, чтобы обеспечить пищей молодое поколение. Некоторые охотящиеся осы-одиночки ловят пауков и пронзают их жалом, прежде чем те успеют нанести ответный удар своими ядовитыми «зубами» — хелицерами; осы другого вида нападают на пчел, возвращающихся в улей. Характерной особенностью всех охотящихся ос является то, что каждый их вид нападает на каких-то определенных животных, инстинктивно предпочитая всем другим определенные виды пауков, мух, пчел, жуков или каких-нибудь других мелких животных. Отсюда естественно вытекает вывод: раз уж они нападают на насекомых только одного определенного вида, значит, они способны распознать свою жертву.

Наблюдать за охотой ос очень легко. В Англии встречаются два вида так называемых роющих ос, которые строят гнезда в песке. Одни из них — полевые бембексы — охотятся на насекомых, собирающихся на коровьем помете, а другие — носатые бембексы *(Bembex rostratus)* — устраивают засады в соцветиях дикой моркови, купыря и других растений, над которыми носятся тучи мух. Завидев свою жертву, оса подкрадывается к ней и затем, когда до мухи остается всего лишь несколько сантиметров, бросается на нее. Поведение роющих ос во время охоты было предметом очень многих тщательнейших наблюдений, и никто ни разу не видел, чтобы осы пытались напасть на каких-либо других насекомых или приносили в свои гнезда не мух, а насекомых другого вида. Естественно предположить, что осы должны обладать исключительно хорошим зрением; однако это не все. Среди мух, часто встречающихся на белых цветках дикой моркови и подобных ей растений, нередко можно обнаружить журчалок, у которых такое же полосатое брюшко, как у пчел и ос. Всегда считалось, что такая окраска приносит этим безобидным мухам определенную пользу, так как хищники принимают их за жалящих насекомых. Однако бембексы не дают сбить себя с толку: они ловят журчалок и не трогают пчел и ос. Это еще раз свидетельствует о том, что осы прекрасно «узнают» интересующие их объекты.

Все эти наблюдения над роющими осами в естественной обстановке подтверждают результаты лабораторных исследований, показавших, что сложные глаза насекомых намного чувствительнее, чем считалось раньше. К сожалению, пока еще невозможно дать исчерпывающее описание физиологического механизма функционирования сложного глаза. Вероятно, пройдут годы, прежде чем долгий и кропотливый труд исследователей приведет к созданию новой теории; этой

последней, по-видимому, будет недоставать простоты мозаичной теории, делавшей сложный глаз столь подходящим объектом для популярных лекций по биологии.

Не у всех насекомых такое же хорошее зрение, как у роющих ос или стрекоз. У многих глаза состоят всего из нескольких омматидиев и могут лишь отличать свет от темноты или воспринимать простейшие геометрические формы; в качестве примера приведем гусениц бабочек-совок, обитающих на юге Англии и ведущих ночной образ жизни. Эти гусеницы живут на деревьях, питаясь листвой дубов, яблонь или хвоей сосен. Иногда они падают с веток и, если это случается, сразу же направляются к дереву и вновь взбираются вверх по его стволу. Не торопитесь, однако, делать поспешные выводы о высоких умственных способностях этих гусениц, которые якобы знают, куда им следует ползти: если вы стоите поблизости, наблюдая за ними, они с той же вероятностью устремятся к вашим ногам и начнут карабкаться вверх. Они будут взбираться вверх и по палке, воткнутой в землю. Возвращением гусениц к пище управляет очень простой физиологический механизм, который при обычном течении событий является вполне адекватным. Каждый глаз гусеницы представляет собой группу из 6 отделенных друг от друга омматидиев, называемых *стеммами.* Конечно, такие глаза не могут сформировать удовлетворительное изображение окружающего гусеницу мира, однако они способны очень хорошо различать вертикальные края предметов. Когда гусеница поворачивает голову из стороны в сторону, граница светлого и темного, образуемая вертикальным краем предмета, перемещается в поле зрения стемматов, стимулируя их один за другим. Чем шире объект, тем большее воздействие оказывает он на гусеницу; поэтому она ползет к ближайшему дереву, а не растрачивает попусту свои силы на то, чтобы добраться до более отдаленного; кроме того, она предпочитает взбираться на толстые деревья, а не на тонкие палки.

Бабочка колибри-бражник также реагирует только на очень простые признаки предметов. Осенью эти бабочки подыскивают подходящие щели, забираются в них и впадают в спячку. Мы воспринимаем щель как некоторую трехмерную совокупность линий и теней, а для бражника это просто темный объект, который кажется ему подходящим убежищем, если его поперечник составляет примерно 5 см.

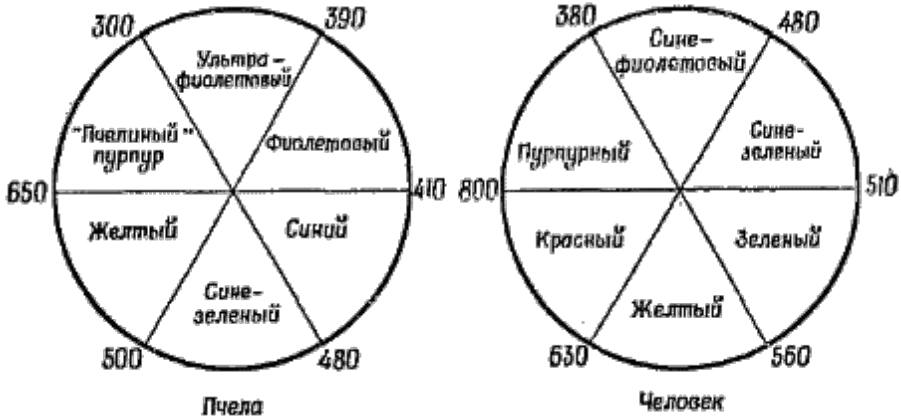
На этих двух примерах мы видим, какие простые и специфичные особенности мира насекомых определяют их поведение. То многообразие зрительных деталей, которое необходимо нам и доставляет нам удовольствие, оказывается

ненужным и бесполезным для насекомых, так же как и для лягушки с ее «детектором насекомых», поскольку простая нервная система этих животных оказалась бы перегруженной, если бы не отсеивались излишние подробности.

До сих пор мы рассматривали лишь один аспект зрения насекомых: восприятие формы предметов; однако уже давно известно, что некоторые насекомые различают цвета и что диапазон воспринимаемых ими цветов отличается от нашего. Более 80 лет назад было экспериментально доказано, что насекомые видят ультрафиолетовый свет, который совершенно не воспринимается глазом человека. Проведенный эксперимент отличался чрезвычайной простотой: на площадку, где стояла бутыль с сероуглеродом, выпускали муравьев одного из тех видов, которые предпочитают жить в темноте. Для нас сероуглерод — светлая прозрачная жидкость, но поскольку он поглощает ультрафиолетовый свет, муравьям он казался темным, и они собирались около бутыли. Мы не можем даже представить себе, что это такое — видеть ультрафиолетовый свет; возможно, что весь мир окрашивается при этом в темно-пурпурные тона. Однако не только эта особенность отличает цветовое зрение насекомых от нашего. Если бы мы представили себе, как выглядит мир насекомых, нам показалось бы, что тот, кто его раскрасил, взялся совершенно не за свое дело.

Видимый насекомыми спектр цветов был определен в классических экспериментах Карла Фриша. Этот исследователь приобрел известность благодаря своим опытам на пчелах; Фриш обнаружил, что возвращающиеся с нектаром пчелы сообщают своим соплеменницам о направлении к источнику нектара и о расстоянии до него при помощи своеобразного танца на сотах, траектория которого напоминает восьмерку. Опыты по изучению цветового зрения Фриш также проводил на пчелах. Он приучал их кормиться сахарным сиропом из чашечки, поставленной на лист синего картона. После того как у пчел вырабатывался условный рефлекс, они прилетали на синий картон даже тогда, когда на нем не было сахарного сиропа. Если вокруг синего листа картона раскладывали серые листы различных оттенков, пчелы все равно продолжали садиться на синий лист; это доказывает, что они реагировали именно на цвет, а не просто на интенсивность отражаемого куском картона света. Последовательно приучая пчел реагировать на различно окрашенные листы картона, удалось обнаружить, что пчелы способны различать шесть цветов: ультрафиолетовый, голубовато-зеленый, фиолетовый, «пчелиный» пурпурный, желтый и синий. Эти шесть цветов составлены из трех основных цветов — ультрафиолетового, желтого и синего. На

фиг. 22 схематически представлены видимые спектры пчелы и человека.



Фиг. 22. Круговые диаграммы цветового зрения пчелы и человека

Первичными цветами для пчелы являются ультрафиолетовый, желтый и голубой, а для человека — сине-фиолетовый, красный и зеленый. Промежуточные цвета образуются при смешивании двух первичных. Цифрами обозначены длины волн в миллимикронах. По сравнению с человеком пчела может видеть цвета в более коротковолновой части спектра.

Видимая пчелами часть спектра смещена по отношению к нашей в сторону более коротких волн. Они видят ультрафиолетовый свет, но не видят красный. Однако некоторые насекомые, особенно жуки-светляки и дневные бабочки (например, черепаховки), видят красный цвет, тогда как для других красный — то же самое, что и черный.

Видимую для насекомых часть спектра можно определить либо косвенным способом в опытах с условными рефлексами, либо непосредственно — измеряя число нервных импульсов, приходящих от клеток ретинулы глаза в ответ на освещение его лучами различного цвета; в результате можно построить такие же диаграммы, как на фиг. 22. Однако эти опыты вряд ли дают нам точное представление о том, как видят мир пчелы или бабочки. Особенно осторожно нужно относиться к результатам экспериментов с условными рефлексами. Капустница выбирает место для кладки яиц, «барабаня» передними ножками по поверхности зеленого листа. Если предлагать ей разноцветные листки бумаги, она будет барабанить по зеленому или

голубовато-зеленому, т. е. по листку, окрашенному под цвет листвы. Вместе с тем капустницы питаются нектаром цветков, и такие же движения, как на цветках, они совершают на красных, желтых, синих и фиолетовых листках бумаги, но зеленый цвет или любые оттенки серого не вызывают у них никакой реакции. Отсюда ясно, что, используя сахарный сироп в качестве подкрепления, в экспериментах с условными рефлексами мы не получим адекватного представления о цветовом зрении капустницы.

Окраска цветков тесно связана с наличием у насекомых цветового зрения. Считается, что окрашенные, выделяющие нектар цветки появились на земле примерно в то же время, когда появились летающие насекомые. Насекомые прилетают за нектаром и, переходя с цветка на цветок, переносят пыльцу. Окрашенные венчики возникли у цветков в процессе эволюции потому, что они привлекают насекомых. Однако некоторых насекомых привлекает цветочный аромат, а нередко именно слабо окрашенные цветки обладают если и не очень приятным, то по крайней мере сильным запахом.

Решая вопрос о том, окрашен цветок или нет, нам следует помнить, что насекомые иначе, чем мы, воспринимают его окраску, особенно если он отражает ультрафиолетовый свет. Маки кажутся нам красными, но пчелы не видят красного цвета; поэтому им маки представляются не красными, а, если можно так сказать, «ультрафиолетовыми». Белые цветки обычно воспринимаются пчелами как голубовато-зеленые, поскольку они не отражают ультрафиолетовых лучей, а те цветы, которые кажутся нам синими или фиолетовыми, для пчел могут иметь различные оттенки — в зависимости от того, какое количество ультрафиолетовых лучей они отражают.

Окраска некоторых цветков не только привлекает насекомых своей яркостью, но и указывает им направление к расположенному в нижней части цветка нектарнику. Для этого на лепестках имеются радиально расходящиеся линии, контрастные по отношению к общей окраске цветка; той же цели служит расположенный в центре цветка узор в виде так называемого «бычьего глаза». Эти рисунки, известные как указатели меда, служат насекомым ориентирами. Если учесть, что пчелы воспринимают окраску цветков не так, как мы, то мы не удивимся, обнаружив на фотографиях, сделанных в ультрафиолетовом свете, особые узоры на цветках, кажущихся нам окрашенными однотонно. На фото XI, *А* показаны два цветка лапчатки, которые мы воспринимаем как равномерно желтые, а на фото XI, *Б* показаны те же самые цветки, сфотографированные

в ультрафиолетовом свете, с ясно различимым указателем меда в виде «бычьего глаза» в центре цветка.

ГЛАВА 7
Поиски дороги домой

Когда человек в первый раз отправился в море не на рыбную ловлю, а в длительное путешествие, он держался поближе к берегу. Викинги впервые приплыли в Англию, придерживаясь берегов Северного моря; лишь позднее, когда они приобрели необходимые знания о движении солнца и звезд, они смогли пересечь Атлантику и колонизовать Исландию и Гренландию. Эти путешествия были великим проявлением искусства сознательной навигации, однако длительные путешествия, которые совершают некоторые животные, руководствуясь только инстинктом, предполагают едва ли не большее совершенство навигационных способностей.

Навигация включает в себя как бы два самостоятельных процесса. Первый — это ориентация, т. е. определение направления, в котором следует двигаться; однако знание одного лишь направления вряд ли может помочь, если предварительно не определить свое местонахождение в начале пути. Определение исходного местоположения и составляет вторую весьма важную часть навигации. Ориентация осуществляется сравнительно просто. Когда-то давно моряки ориентировались только по звездам, а позднее — с помощью компаса; но если им не было известно точное местонахождение конечного пункта путешествия и того места, откуда они отправлялись в путь, они не могли правильно выбрать курс. Не менее важно определять местонахождение судна и во время плавания. Ветер и морские течения относят судно в сторону, поэтому необходимо постоянно корректировать его курс.

Точное определение местоположения судна стало возможным позднее, когда были изобретены два специальных прибора: секстант, которым измеряют угол между солнцем или какой-либо звездой и горизонтом, и хронометр, т. е. точные часы. С помощью этих двух устройств можно вычислить, где находится судно, пользуясь таблицами, в которых указывается угловая высота солнца и звезд в определенные моменты времени. Этот основной метод до сих пор применяют штурманы — находятся ли они на борту грузового судна или на борту космического корабля «Аполлон». В настоящее время появляется все больше данных, свидетельствующих о том, что животные осуществляют навигацию таким же образом — будь то муравьи, отыскивающие дорогу к своему муравейнику, или полярные крачки,

путешествующие по всему свету — от озер острова Элсмир в полутора тысячах километров от Северного полюса до антарктических паковых льдов.

Муравей, который отыскивает дорогу к муравейнику, осуществляет не навигацию в строгом смысле этого слова, а ориентацию. Он фиксирует в памяти положение муравейника не в пространстве, а только по отношению к солнцу. Если муравей, который удаляется от муравейника, видит солнце слева под прямым углом к направлению своего движения, то на обратном пути он должен видеть солнце под таким же углом справа. Перенесем муравья, спешащего домой, на 50 м вправо; он будет двигаться прежним курсом и закончит путь в 50 м справа от муравейника. Муравей слепо следует указаниям своего «компаса».

Способности многих животных к навигации были исследованы с помощью такого рода перемещений. Эти эксперименты в значительной степени помогли разобраться в сравнительно простой проблеме ориентации, однако куда сложнее выяснить, как животные определяют свое местонахождение. Предполагают, что в мозгу животных, совершающих миграции (например, перелетных птиц, которые из года в год возвращаются к местам своих гнездовий), должен быть какой-то эквивалент секстанта, хронометра и таблиц.

Теории, объясняющие природу этих внутренних биологических механизмов, неизбежно являются приближенными. Это объясняется трудностью проведения экспериментов, поскольку наблюдать за животными и изучать их поведение во время длительных путешествий необычайно сложно.

Каждый из нас имеет возможность понаблюдать в саду или в лесу за муравьем, возвращающимся к своему муравейнику, но эксперименты удобнее проводить с пчелами. Их легко обучить прилетать к плошке с сиропом, которую можно передвигать с места на место. Можно также перемещать и улей; таким образом ученые получают возможность изучать ориентацию пчелы в начале и в конце ее пути. Простые наблюдения показали, что насекомые сохраняют направление своего движения с помощью своеобразного «солнечного компаса»; удалось также выяснить некоторые особенности работы этого компаса, хотя наше представление о нем не может быть полным, пока мы не поймем до конца физиологические механизмы функционирования сложного глаза насекомых.

В предыдущей главе были описаны эксперименты Фриша по изучению цветового зрения насекомых. Они представляют собой лишь небольшую часть его обширнейших исследований

поведения пчел. К наиболее замечательным результатам, полученным Фришем, относится открытие им «языка» пчел. Фришу удалось выяснить, как пчелы находят дорогу домой от цветочных плантаций, где они питаются, и как они сообщают своим соплеменницам, в каком направлении и на каком расстоянии от улья находится корм. Удивительные особенности «виляющего танца» пчел, с помощью которого передаются эти сведения, были описаны неоднократно. Мы их опускаем, поскольку в данном случае нас больше интересует то, как отдельная пчела отыскивает дорогу домой, а не то, каким образом она общается со своими подругами. Отметим только, что возвратившаяся пчела танцует на вертикально стоящих сотах, выписывая своим танцем фигуру в виде восьмерки, причем угол между поперечной осью восьмерки и вертикалью указывает направление к источнику нектара но отношению к солнцу. В самом начале своих наблюдений Фриш обнаружил, что исполнители «виляющего танца» давали неверную информацию и оказывались дезориентированными, когда все небо покрывалось облаками; однако стоило появиться хоть крохотному кусочку голубого неба, и пчелы сразу же находили верный путь. Это наблюдение помогло понять, какими свойствами обладает «солнечный маяк». Пчелы не могли использовать прямой солнечный свет; значит, информация должна была приходить от кусочка голубого неба. Как выяснилось, пчелы ориентируются, руководствуясь поляризованным светом.

Насколько нам известно, ни одно позвоночное не видит поляризованный свет. Таким образом, пчела — это еще один пример животного, живущего в совершенно особом мире, отличном от нашего: ведь пчела располагает информацией, которой мы не можем воспользоваться. Поляризованный свет нельзя отнести к какой-то «разновидности» обычного света, подобно ультрафиолету, который можно представить себе как свет, отличный по длине волны («цвету») от всех тех, которые мы способны видеть. В пучке поляризованного света световые волны расположены особым образом. Обычно световые волны изображают схематически так, как на фиг. 4 изображены звуковые волны. Это очень упрощенная схема, поскольку на ней представлены колебания, совершающиеся только в одной плоскости — в плоскости рисунка; на самом деле в световом пучке волны совершают колебания во всех плоскостях (фиг. 23). Поляризованный свет отличается от обычного света тем, что в нем колебания совершаются лишь в одной плоскости, поэтому его вполне можно представить в виде примитивной схемы, изображенной на фиг. 4. Представить себе явление поляризации

очень просто: вообразите, будто вы стоите на морском берегу, а волны движутся строго перпендикулярно к линии берега. Эти волны можно сравнить со световыми волнами, идущими от какого-то расположенного в море источника; они поляризованы, поскольку распространяются только в горизонтальной плоскости вдоль поверхности моря. Неполяризованный свет можно представить себе как множество волн, также идущих прямо к вам, однако эти волны будут распространяться в различных плоскостях, наклоненных под всевозможными углами к горизонтальной плоскости.

Фиг. 23

Неполяризованные световые волны (слева) совершают колебания под прямым углом к направлению распространения света, причем эти колебания происходят во всех плоскостях (как в плоскости страницы, так и в любых других), проходящих через направление распространения света. Поляризованные световые волны (справа) совершают колебания только в одной плоскости (на данном рисунке — в плоскости страницы)

Свет может поляризоваться в результате рассеяния при прохождении через слои мельчайших частиц; когда, например, солнечный свет проходит сквозь атмосферу, он рассеивается молекулами различных веществ, находящихся в воздухе. Направление плоскости поляризации зависит от угла падения света на частицу, поэтому плоскость поляризации света, приходящего от различных точек неба, зависит от положения этих точек относительно солнца. Пчелы видят на небе характерный узор, обусловленный этим различием углов поляризации света. По очень небольшой части этого узора, которая виднеется в разрывах облаков, они, вероятно, могут определить местоположение солнца и проложить правильный курс домой или к цветочной клумбе.

Глаз пчелы обладает какими-то физиологическими механизмами, с помощью которых она воспринимает положение плоскости поляризации света. Возможно, каждый рабдомер особенно чувствителен к свету, поляризованному в одной

определенной плоскости; в этом случае восемь рабдомеров одного омматидия могут реагировать на свет, поляризованный в различных плоскостях, и каждый омматидий может воспринимать общую картину поляризации солнечного света. Однако все это главным образом предположения, а полного объяснения нам, видимо, придется ждать до тех пор, пока электрофизиологи, наконец, выберут время, чтобы исследовать сложный глаз насекомых и его работу.

В настоящее время установлено, что некоторые насекомые, а также их «родственники», например дафнии, ориентируются с помощью поляризованного света. Два итальянских ученых исследовали поведение рачков-бокоплавов. Этих маленьких, похожих на креветок животных можно обнаружить, перевернув кучу гниющих на морском берегу водорослей; бокоплавы тотчас выпрыгивают из нее и спешат к воде. Когда песок высыхает, бокоплавы перебираются поближе к морю, где песок более влажный. Казалось бы, чего проще: бокоплавы движутся в сторону большей влажности или же просто видят море и направляются к нему. Но когда бокоплавов перенесли из Римини в Гомбо, т. е. с восточного побережья Италии на западное, и выпустили там на берегу, рачки устремились в сторону суши. Стало быть, бокоплавы не обращали никакого внимания на приходящую от моря информацию, а руководствовались указаниями какого-то «постоянного маяка». Этим «постоянным маяком» оказалось солнце; более подробные исследования показали, что бокоплавы могут ориентироваться с помощью поляризованного света.

Где бы ни были пойманы бокоплавы из района Римини, они всегда будут устремляться на восток — в том направлении, где в обычных условиях по их «расчетам» находится море. Если перенести бокоплавов в какое-нибудь другое место, то может оказаться, что на восток от них будет находиться суша, и тогда движение на восток приведет их к гибели, однако природа не учитывает таких непредвиденных обстоятельств, как эксперименты, проводимые человеком. В районе Римини поведение бокоплавов строится по очень простой схеме, что помогает им выжить при постоянно меняющихся внешних условиях. Так же ведут себя бокоплавы в Гомбо, Брайтоне и Майами, их солнечные компасы настроены в соответствии с местными условиями. Как мы увидим далее, некоторые животные, у которых имеются сходные физиологические механизмы ориентации, используют в качестве «маяка» другие характерные особенности внешней среды. Существуют и такие животные, которые, если сбить их с курса, могут скорректировать направление своего движения и найти верный путь к дому. Это

уже настоящая навигация.

Фиксированное направление движения присуще только тем животным, у которых имеется определенная, не меняющая своего положения цель. Для бокоплавов в районе Римини положение берега никогда не меняется, и движение в раз и навсегда установленном направлении непременно приводит их в безопасное место. Другим животным, напротив, приходится отыскивать дорогу к убежищу, которое может находиться в любой стороне от них. Тут не поможет фиксированный курс по отношению к какому-то ориентиру, вроде солнца; необходимо сначала точно определить местоположение убежища, а затем уже двигаться по направлению к нему.

В болотистых местах живут маленькие жучки, которые не имеют общепринятого названия; по-латыни их называют *Stenus.* Если такого жучка бросить на середину лужи, он немедленно помчится к берегу, в безопасное место. При этом *Stenus* использует один из самых удивительных способов передвижения: он движется наподобие игрушечной камфарной лодки. Многие насекомые держатся на воде, используя ее поверхностное натяжение, а для *Stenus* оно служит еще и движущей силой. Он выделяет жидкость, которая, подобно камфаре, ослабляет поверхностное натяжение воды позади него; в результате на него действует сила, движущая его вперед, и он быстро скользит по поверхности лужи. Возвращение к берегу — это не слепой порыв в случайном направлении. Жучок устремляется к ближайшему берегу, который он распознает по контрасту, поскольку темная окраска берега четко выделяется на фоне яркого неба. Можно обмануть жучков, подвесив в воде квадратный кусок черной доски. Жучки будут направляться не к берегу, а к этой доске, так как ее верхний край образует четкую границу между светом и темнотой.

Только что вылупившиеся из яиц маленькие черепашки также устремляются к наиболее яркому участку небосвода, с какой бы стороны он ни находился. Как и бокоплавам, им необходимо отыскать дорогу к морю. Самки черепах откладывают яйца в песок гораздо выше максимального уровня прилива, и поэтому только что появившимся на свет черепашкам приходится отыскивать дорогу к воде. На первый взгляд кажется, что это очень просто, но перед черепашками, как и перед бокоплавами, встают свои проблемы. С уровня черепашьего глаза море может быть и не видно, берег может подниматься вверх и только потом отлого спускаться к воде, и тем не менее маленькие черепашки, выбравшись из своих песчаных гнезд, безошибочно устремляются к морю и, если понадобится, преодолевают даже такие

препятствия, как стволы упавших деревьев. Маленьким черепашкам необходимо спешить, так как их подстерегает множество врагов; кроме того, если они не сумеют быстро добраться до воды, то палящие лучи тропического солнца высушат их и они погибнут.

Эксперименты с перемещением черепашек дали совершенно иные результаты, чем опыты с итальянскими рачками-бокоплавами. Откуда бы ни брали черепашек, они всегда направлялись к берегу и далее — в море. Оставалось предположить, что черепашки ориентируются не по какому-то постоянному маяку, например по солнцу, а используют информацию, поступающую от моря. Обнаружив это, исследователи провели с черепашками разнообразные опыты: надевали на них цветные очки или ставили на пути к воде различные препятствия. В результате удалось установить, что вылупившиеся из яиц черепашки направляются в сторону самой яркой части горизонта. Пусть небо покрыто облаками, пусть на пути к морю лежат песчаные дюны или упавшие деревья — все равно горизонт над морем значительно светлее, чем в других местах. Более того, в данном случае ориентация черепашки осуществляется по типу таксиса (см. стр. 17): она сравнивает интенсивности света, попадающего в оба ее глаза, и изменяет направление движения до тех пор, пока эти интенсивности не станут одинаковыми; в этот момент голова черепашки смотрит в сторону самой яркой части горизонта и, следовательно, берег моря находится прямо впереди нее. Этим можно объяснить, почему черепашки не направляются в сторону луны, когда она стоит над материком у самого горизонта. Какой бы яркой ни была луна, она дает всего лишь слабый свет по сравнению со свечением открытого горизонта. Однако иногда черепашки направляются в сторону суши. Обычно это случается в пасмурную погоду, когда в стороне суши сквозь разрывы плотных облаков виднеется небо, в результате чего черепашки дезориентируются; но уже самый этот факт доказывает, что при выборе пути они руководствуются яркостью неба.

Путь к морю составляет лишь малую часть путешествия черепашек. Добравшись до воды, они отправляются к своим подводным «пастбищам», находящимся иногда за тысячи километров. Впоследствии они вернутся на этот берег, чтобы продолжить свой род, и в течение своей жизни еще много раз будут возвращаться на то же самое место. Это не просто ориентация, а подлинная навигация, поскольку черепахам необходимо точно знать, в какой именно точке широко раскинувшихся «пастбищ» они находятся, чтобы суметь

проложить курс к родным берегам; кроме того, дорогой им нужно учитывать наличие течений, которые относят их в сторону. Обычно считается, что при этом черепахи ориентируются по солнцу. Однако теперь, когда мы переходим к рассмотрению навигации у животных, оставим черепах и обратимся к птицам, миграции которых изучены куда более тщательно.

Дважды мне приносили кукушат, считая, что их покинули приемные родители. Вероятнее всего, приемные родители просто улетали за кормом для прожорливых птенцов, однако мне ничего не оставалось делать, как брать птенцов и выкармливать их дома. Кукушат держали в комнатных авиариях и кормили из рук, но, когда наступало время перелета, они проявляли сильнейшее беспокойство и по многу раз бросались на южную стенку авиария, а если их выпускали — улетали по направлению к югу. Очевидно, их влекло неудержимое стремление улететь и они инстинктивно знали, в какую сторону им следует направиться. Результаты остроумных экспериментов, в которых с помощью зеркал изменяли направление солнечных лучей, показали, что птицы ориентируются по солнцу. Птицу помещали в круглую клетку с окошками. К окошкам прикрепляли зеркала, поворот которых менял направление солнечных лучей, так что птице казалось, будто солнце светит с другой стороны. При каждом повороте зеркал птица поворачивалась в клетке в соответствии с местонахождением мнимого «солнца» [2]. Счастливая случайность помогла однажды получить точное доказательство способности птиц ориентироваться по солнцу. Дж. Мэттьюз, авторитетный специалист по вопросам навигации у птиц, проводил эксперименты с кряквами. Обычно кряквы, выпущенные на волю, направлялись на северо-запад, но на этот раз их выпустили вскоре после того, как на юго-западе село солнце. Когда кряквы поднялись в воздух, на северо-западе в разрыве облаков показался красный отблеск заката. Утки приняли его за заходящее солнце и вместо северо-запада полетели на северо-восток. Такие ситуации, должно быть, встречаются редко, однако известны случаи, когда птиц сбивало с курса розовое зарево над далекими городами.

Подобно рачкам-бокоплавам, кряквы всегда летят в одном и том же направлении независимо от того, в каком месте их выпустили. Такая простая ориентация играет важную роль в жизни животных. Во время антарктической весны, когда земля тем не менее покрыта снегом, а море промерзло на глубину около метра, иногда можно увидеть маленькие черные пятнышки, медленно скользящие по льду. Приближаясь, они приобретают все более определенную форму. Это пингвины, которые возвращаются к местам своих гнездовий после зимней кормежки

у кромки пакового льда. Каждый год пингвины группами возвращаются к традиционным местам своих гнездовий, причем каждый пингвин возвращается к тому гнезду, которое он занимал год назад. За время короткого лета, когда подрастают птенцы, взрослые птицы несколько раз совершают походы к морю за пищей для своего потомства, а позднее откочевывают туда на всю зиму.

Пингвины, по-видимому, должны обладать хорошо развитой способностью к ориентации и навигации, кроме того, их легче исследовать, чем крякв. Не имея крыльев, они лишь вперевалку бродят по снегу и льду со скоростью 6…8 км/ч. Их иссиня-черные спины хорошо выделяются на фоне ослепительно белого снега, а оставленные ими следы легко различимы. Все это делает их удобным объектом для исследования. Именно поэтому Дж. Эмлен и Р. Пенну посетили американские антарктические станции, где они могли ловить пингвинов на местах их гнездовий и затем выпускать их в бескрайних снежных просторах, не имеющих никаких особых примет. Каждый пингвин, которого выпускали в незнакомом месте, сначала оглядывался по сторонам, затем отправлялся в путь по снежной равнине. Его маршрут через определенные промежутки времени наносили на карту, пока он окончательно не исчезал за горизонтом. Когда было видно солнце, пингвин шел прямо, но если набегали облака, он сразу оказывался в большом затруднении и начинал бесцельно бродить в разных направлениях. Как только небо прояснялось, пингвин тотчас же возвращался к первоначальному курсу. В этих экспериментах было сделано очень важное наблюдение: все исследованные пингвины направлялись на север-северо-восток по отношению к линии, проведенной с севера на юг через место их гнездовья. (Следует напомнить, что вблизи Южного полюса направление на север-северо-восток изменяется по мере движения вокруг полюса, поскольку, куда бы ни направиться от Южного полюса, путь всегда будет идти прямо на север.) Пингвинов группами выпускали в пяти районах Антарктики, в том числе на Южном полюсе и среди паковых льдов за много километров от земли. Во всех случаях пингвины отправлялись в путь в одном и том же направлении, которое никогда не могло привести их домой.

Выбор такого, казалось бы, бессмысленного направления объясняется теми же причинами, которые заставляют находящихся в неволе перелетных птиц поворачиваться в ту сторону, куда они полетели бы, если бы их выпустили на свободу. Пингвины отправляются в путь в том же направлении, в котором они обычно совершают свои зимние походы к расположенному на

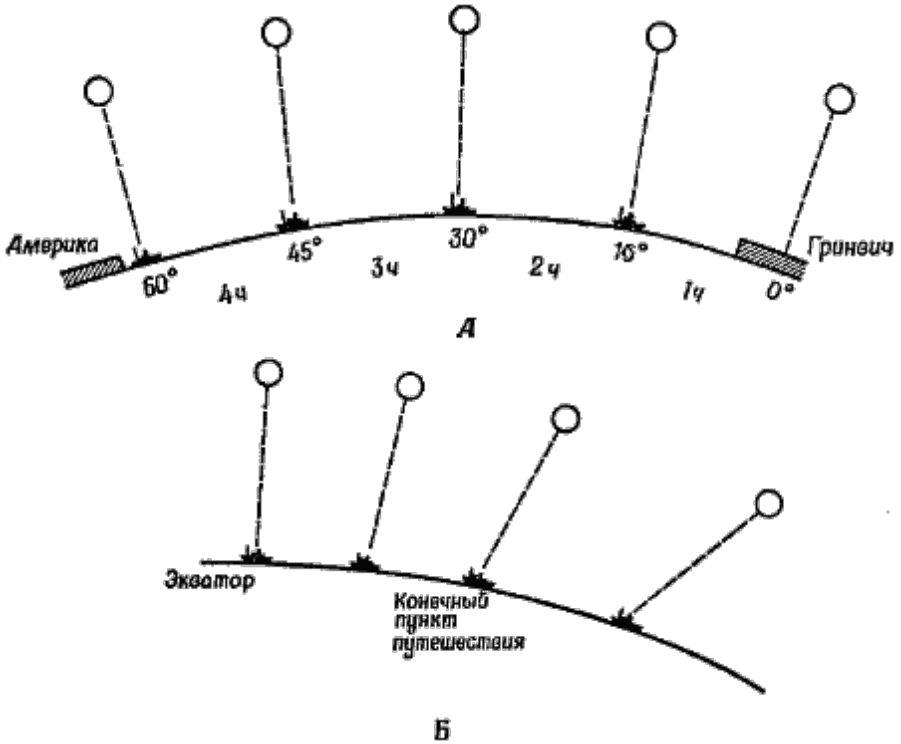
севере морю. В Антарктике любое путешествие на север приводит к морю, поэтому направление, выбираемое пингвинами, вполне согласуется со здравым смыслом: не совсем понятно, почему пингвины передвигаются еще к востоку. Дело в том, что у берегов Антарктиды существуют морские течения, которые всегда направлены на запад. Принято считать, что пингвины во время своих путешествий отклоняются к востоку ровно настолько, насколько это необходимо, чтобы морские течения не унесли их за зиму слишком далеко от родных берегов.

Навигационные способности пингвинов проявляются не только в их умении находить путь к морю и обратно к своим колониям. Зимой в поисках пищи пингвины, по-видимому, заплывают далеко в открытое море. Для того чтобы весной проложить точный, а не приблизительный курс к своим гнездовьям, пингвины должны каким-то образом точно определить свое местоположение. Другие птицы, совершающие далекие путешествия, также должны обладать способностью сохранять правильный курс и делать поправки на ветер, если он относит их в сторону. Мелких птиц, например горихвосток и мухоловок-пеструшек, которые совершают перелеты из Скандинавии в Испанию и Португалию, встречный ветер иногда переносил через Северное море на восточное побережье Англии. Когда птицы снова отправлялись в полет, их путь прослеживали с помощью радиолокатора. Оказалось, что они улетали из Англии на юг-юго-восток (т. е. в том направлении, которое должно было привести их к первоначальной цели), а не следовали в прежнем направлении на юг-юго-запад, где они затерялись бы в просторах Атлантического океана.

Каким образом птицы определяют свое местоположение, можно только догадываться. Проблема расшифровки физиологических механизмов, эквивалентных компасу, секстанту и карте, кажется нам почти неразрешимой; однако, исходя из некоторых особенностей мозга и органов чувств птиц, можно теоретически представить себе некие механизмы ориентации. Можно ожидать, что любая основанная на хорошо установленных фактах теория, которая без каких-либо противоречий объясняет поведение птиц, в конце концов окажется правильной и со временем будут найдены соответствующие ей физиологические механизмы. Такой «обратный» способ выяснения истины довольно широко распространен в самых различных областях науки. Так, например, существование и местонахождение планеты Нептун было предсказано на основе наблюдений за планетой Уран, и уже позднее, когда с помощью телескопа в соответствующем участке неба обнаружилась новая планета, это предсказание

подтвердилось. Теоретические рассуждения подсказали астрономам, где искать планету. Точно так же теоретические представления о физиологическом механизме, с помощью которого птицы определяют свое местонахождение, должны подсказать физиологам, что именно нужно искать в мозге и органах чувств птиц.

Теория, объясняющая навигационные способности птиц, была предложена проф. Мэттьюзом. Ее приняли не все орнитологи, да и сам Мэттьюз, без сомнения, внесет в нее соответствующие поправки, как только в его распоряжении окажутся новые факты. Тем не менее эта теория дает хорошее представление о чрезвычайно богатых возможностях зрения птиц и почти сверхъестественной способности их мозга обрабатывать зрительную информацию.



Фиг. 24.

А. В полдень солнце всегда находится в наивысшей точке своего пути. Разница во времени наступления полудня в данном месте и в Гринвиче позволяет определить долготу данного места (в градусах) к востоку или к западу от гринвичского меридиана. Поскольку в окружности 360°, а Земля делает полный оборот за

24 ч, легко подсчитать, что 1 ч времени соответствует 360°: 24 = 15°.

Б. Высота солнца над горизонтом в полдень зависит от широты местности. На экваторе солнце в полдень всегда стоит прямо над головой. Чтобы определить нужный курс, необходимо сравнить высоту солнца в полдень в данном месте с его полуденной высотой «дома», т. е в конечном пункте путешествия.

По мнению Мэттьюза, птицы во время миграций и при полетах в районе гнездовий используют для навигации приемы, во многом сходные с теми, которые применяют штурманы кораблей (фиг. 24). В любой части океана (если наблюдатель находится в северном полушарии) солнце в полдень всегда находится в самой высшей точке своего пути и точно на юге. Штурман определяет долготу места, где находится корабль, измеряя с помощью судового хронометра разницу во времени наступления полудня в этом месте и в каком-то другом, от которого принято вести отсчет; в качестве такого места выбран город Гринвич. Если эта разница составляет 12 ч, то, следовательно, корабль находится на другой стороне земного шара, точно напротив гринвичского меридиана. Кроме того, высота солнца в полдень показывает штурману, на каком расстоянии к северу или к югу от экватора находится его корабль. Если солнце стоит прямо над головой — корабль пересекает экватор. Затем по мере дальнейшего передвижения корабля угол между полуденным солнцем и горизонтом будет уменьшаться; при этом солнце будет «скатываться» к северу или к югу, в зависимости от того, в каком полушарии плывет корабль.

Предполагают, что перелетные птицы определяют географическое положение незнакомой им местности, оценивая разницу в величине угла между полуденным солнцем и горизонтом у себя «дома» и в том месте, над которым они пролетают. Чем севернее находятся птицы от своего «дома», тем меньше будет этот угол, чем южнее — тем больше (мы предполагаем, что птицы находятся в северном полушарии). Как корабельные штурманы, так и перелетные птицы часто не могут в полдень увидеть солнце из-за облаков, но они могут вычислить его полуденное положение на небосводе, проводя наблюдения в другое время и экстраполируя полученные результаты. Для этого нужно измерить небольшой участок дуги, которую описывает солнце при движении по небосклону, и затем вычислить остальную часть дуги, чтобы найти полуденное положение солнца.

Согласно другой теории, птицы могут запомнить, как

выглядит «дома» полная дуга, которую солнце описывает на небосводе. Во время перелетов в родные края птицы сравнивают эту дугу с отрезками описываемой солнцем дуги, которые видны в тех местах, где они пролетают. Они летят в таком направлении, чтобы траектория движения солнца приближалась к той, которую они привыкли видеть у себя на родине.

Обе эти теории основаны на наблюдениях и экспериментах, которые проводились с птицами во время их перелетов или вблизи гнезд; однако до сих пор не удалось поставить ни одного опыта, который бы четко показал правильность одной теории и несостоятельность другой. Конечно, имеет смысл рассматривать только те предполагаемые способы навигации птиц, которые теоретически соответствуют возможностям их органов чувств. Обе теории требуют, чтобы птицы могли обнаруживать движение солнца и экстраполировать его положение в разное время суток. Кроме того, они должны обладать способностью определять момент наступления полдня, у них должно быть исключительно точное чувство времени и хорошая память.

По-видимому, все это не выходит за пределы возможностей органов чувств птиц. Известно, что голуби могут обнаруживать перемещения солнца, которое «движется» по небу почти с такой же скоростью, с какой часовая стрелка обходит циферблат часов. Кроме того, птицы могут «рассчитать» траекторию движения различных объектов. Сокол, например, должен уметь в доли секунды определить курс своей быстро летящей жертвы и скорректировать полет таким образом, чтобы настичь ее. По сравнению с движениями этой жертвы движение солнца гораздо проще: оно с постоянной скоростью проходит свой путь, который никогда не меняется.

Способность птиц узнавать время наступления полдня была продемонстрирована на домовых воробьях, которые в естественных условиях в летний период активны 13 ч в сутки. Когда продолжительность светового дня искусственно изменяли, их поведение перестраивалось таким образом, что середина периода активности совпадала с «искусственным полднем». Птицы выявляют свою способность точно чувствовать время и тогда, когда они поют «дуэтом»; при этом песни самца и самки настолько точно сливаются, что их просто невозможно различить. Гонолек (разновидность африканских лесных сорокопутов) издает второй звук своей песни через 0,425 с после первой, и этот интервал никогда не меняется более чем на 0,004 с. Доказательством хорошей памяти птиц может служить всем известная способность голубей возвращаться на свою голубятню даже после восьмилетнего отсутствия. Таким образом,

теоретически птицы вполне способны осуществлять навигацию по солнцу; но как именно они это делают, определить очень трудно. Вместе с тем вполне возможно (и никто еще не доказал обратного), что они используют какие-то другие способы навигации. Как корабли держат курс по гироскопическому или магнитному компасу, так и птицы, возможно, способны в ненастную погоду сохранять правильный курс с помощью своих органов равновесия, которые сообщают им о любых изменениях направления полета, или даже за счет восприятия магнитного поля земли.

Двести лет назад доктор Джонстон вполне авторитетно утверждал, что «ласточки, несомненно, спят в течение всей зимы. Множество ласточек, летая по кругу, образуют плотный клубок, а затем все вместе бросаются в воду и лежат всю зиму на дне реки». Считалось также, что кукушки зимой превращаются в ястребов-перепелятников. В наше время вряд ли кто-нибудь поверит, что птицы спят под водой или превращаются в животных других видов; вместе с тем точно доказанная способность птиц осуществлять навигацию во время путешествий на огромные расстояния представляется не менее чудесной.

ГЛАВА 8
Панорама запахов

В жизни людей химические чувства играют очень незначительную роль, и поэтому их трудно изучать; быть может, именно этим объясняется то, что ученые в течение долгого времени не обращали на них внимания. До сих пор мы еще даже точно не знаем, почему «запахи» пахнут; а между тем, как теперь установлено, многие животные живут в мире, где доминируют запахи.

Обоняние — это восприятие находящихся в воздухе химических веществ, которые мы втягиваем в себя при дыхании; следовательно, это дистантное чувство. Очень тесно связанный с обонянием вкус, напротив, чувство контактное: с помощью вкуса мы определяем химическую природу веществ, находящихся в контакте с рецепторами. Однако возможности вкусового анализатора очень невелики, и то, что мы обычно принимаем за вкус пищи, на самом деле в основном является ее запахом. При простуде, когда заложен нос, пища часто кажется безвкусной. Если зажать нос и перестать жевать, очень трудно отличить репу от лука. Нам даны лишь четыре типа чисто вкусовых ощущений; язык человека различает только сладкий, кислый, соленый и горький вкус. Быть может, для сочетания запаха и вкуса больше подходит слово «букет»; однако нельзя забывать, что все эти три термина субъективны; они описывают только наши собственные ощущения, и было бы неправильно применять их к животным.

У насекомых органы химического чувства находятся во рту, на антеннах и даже на ногах, поэтому трудно определить, что они ощущают: запах или вкус пищи. В научной литературе этот вопрос не возникает. Химическое чувство называют *хеморецепцией,* а соответствующие сенсорные органы — *хеморецепторами.* Это не очень удачный термин; ведь никому не придет в голову говорить, что мясная муха «воспринимает химические сигналы», когда она ползает по куску мяса. Если вспомнить, что, строго говоря, существует лишь четыре типа вкусовых ощущений, то более уместно считать, что мясные мухи и другие насекомые воспринимают запах пищи.

Вероятно, обоняние возникло у животных раньше всех других чувств. Первые живые организмы, которые плавали в покрывавшем Землю мировом океане (первичном бульоне), должны были обладать способностью как-то реагировать на различные растворенные в воде химические вещества: уплывать

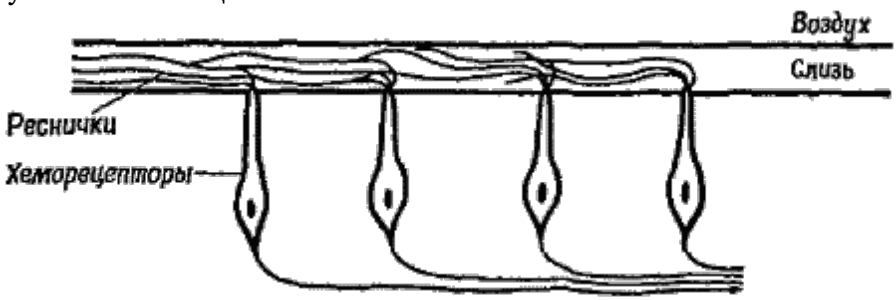
прочь от вредных соединений и отыскивать такие, которые служили им пищей. Как теперь установлено, даже бактерии реагируют на химические вещества: они отыскивают среду с подходящими для них концентрациями кислорода и сахара; мы знаем также, что в жизни многих животных — от насекомых до млекопитающих — обоняние играет огромную роль. Животные пользуются обонянием при добывании пищи, обнаружении врагов, для узнавания особей противоположного пола и собственного потомства, в различных ритуалах, предшествующих спариванию. Высказывались даже предположения, что человек вовсе не такой уж «тугоносый», как считалось прежде, и что запахи оказывают влияние на наше эмоциональное поведение.

Изучение обоняния сопряжено с множеством трудностей. Поскольку человек мало пользуется обонянием, у нас нет точных терминов для описания запахов. Такие определения, как «цветочный», «мускусный», «затхлый» достаточно расплывчаты, и разные люди понимают их по-разному. Кроме того, разные люди могут по-разному описывать один и тот же запах. Никакой абсолютной основы для классификации запахов, аналогичной спектру длин волн для цветов или спектру частот для звуков, не существует. Найти такую объективную основу для классификации — цель всех исследований механизма обоняния, поскольку любая теория может считаться доказанной лишь в том случае, если она позволяет делать предсказания. Теория обоняния должна давать возможность предсказывать запах химического вещества на основании других свойств этого вещества.

На протяжении двух последних десятилетий было предложено несколько теорий обоняния. Каждая из этих теорий соответствует тем или иным данным физиологии обоняния, но все они имеют недостатки; необходимы дальнейшие исследования, прежде чем можно будет решить, пригодна ли какая-либо из этих теорий, пусть в модифицированном виде, чтобы объяснить механизм обоняния, или же для этого придется создать совершенно новую теорию. Решение этой проблемы имеет большое значение не только для физиологов, изучающих работу органов чувств. Знание физиологических механизмов обоняния, которое играет очень важную роль в жизни многих животных, необходимо и для того, чтобы исследовать особенности поведения этих животных.

Разработка системы классификации запахов и исследование физиологических механизмов обоняния затрудняются тем, что у нас нет никакой аппаратуры для регистрации и измерения запахов, которую можно было бы сравнить с фотоаппаратом или магнитофоном, используемыми для регистрации изображений

или звуков. Имеющийся в настоящее время прибор для регистрации запахов очень громоздок и малочувствителен даже по сравнению с носом человека: ведь наш нос, хотя он и не очень хорошо различает запахи, способен обнаруживать удивительно малые концентрации пахучих веществ — порядка миллионных долей грамма на кубический метр воздуха. Ни один из приборов для химического анализа не обладает подобной чувствительностью; однако некоторые пахучие вещества можно проанализировать, если собрать достаточно большие пробы. Запахи человеческого тела удается проанализировать, помещая человека в герметически закрытый цилиндр, через который пропускают очищенный воздух. Затем «загрязненный» воздух пропускают через какой-нибудь растворитель, улавливающий эти пахучие вещества, и анализируют полученный раствор. Таким путем можно определить различия между запахами тела мужчины и женщины.



Фиг. 25. Чувствительные реснички хеморецепторов омываются слизью. Молекулы пахучего вещества из воздуха проникают к слизистой поверхности носа, где они стимулируют хеморецепторы

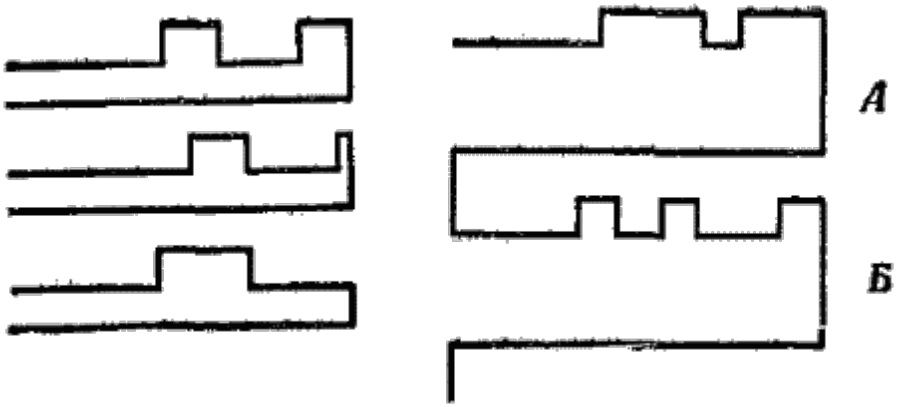
Строение *носа* в отличие от строения *глаза* и уха не имеет никаких особенностей, которые помогли бы нам понять механизм его функционирования. В носу нет никаких вспомогательных структур, а обонятельные рецепторы так малы и отходящие от них нервные волокна настолько тонки, что их очень трудно изучать с помощью электрофизиологических методов. Хеморецепторы человека и других млекопитающих лежат в *особых* желобовидных ямках, расположенных в самой верхней части обеих носовых полостей. При спокойном дыхании главный поток воздуха обходит эти ямки и туда попадают лишь небольшие порции воздуха — завихрения главного потока, но когда мы принюхиваемся, воздух втягивается в эту часть носовой полости и проходит над желтоватой тканью, площадь которой составляет

около 3 см^2. В этой ткани содержится несколько миллионов хеморецепторов, которые представляют *собой длинные тонкие клетки,* покрытые волосовидными ресничками; эти реснички образуют на поверхности обонятельного эпителия густое сплетение, омываемое слизью (фиг. 25). Хеморецепторы связаны с областью мозга, называемой *обонятельной луковицей,* размеры которой свидетельствуют о том, сколь велика роль обоняния в жизни данного животного. У собаки, например, обонятельные луковицы гораздо больше, чем у человека.

Как мы могли убедиться, одна из главных проблем при исследовании физиологических механизмов зрения и слуха заключается в том, чтобы выяснить, как анализируется огромное количество информации, которое в виде нервных импульсов поступает в мозг от рецепторов. Однако при исследовании механизма обоняния главная задача состоит в том, чтобы понять, каким образом молекулы пахучего вещества стимулируют рецепторы. Конечно, нам не известно в деталях, как именно происходит стимуляция других рецепторов, но мы знаем наверное, что попадающий в глаз свет разрушает зрительные пигменты, а в улитке звуковые волны деформируют волосковые клетки. Мы не располагаем аналогичными данными о том, как именно происходит стимуляция хеморецепторов, хотя на этот счет существует много гипотез. Одна из трудностей, как уже отмечалось, состоит в том, что мы не знаем, что такое запах; поэтому изучение физиологических механизмов обоняния можно сравнить с попыткой выяснить, как работает та или иная часть автомобильного мотора, не зная, для чего она служит или где ее место.

Занимаясь повседневными делами, мы не обращаем внимания на разного рода запахи; но стоит подумать о них, мы сразу почувствуем, что нас окружает множество запахов. Можно насчитать сотни, если не тысячи различных запахов, которые мы различаем: запах супа, кофе, бензина, рыбы, табачного дыма, различных цветов и т. д. Любая теория физиологического механизма обоняния должна уметь объяснить, что общего друг с другом имеют различные запахи. Многие ученые пытались классифицировать запахи, исходя из предположения о существовании неких «основных запахов», подобно тому как многообразие видимых нами цветов можно свести к сочетаниям нескольких «основных цветов». Они предположили, что каждый основной запах стимулирует специфический рецепторный механизм точно так же, как три основных цвета воспринимаются тремя различными пигментами, и что смеси основных запахов воспринимаются как новые запахи. Далее было сделано

допущение, что молекулы каждого пахучего вещества имеют некоторые специфические характеристики, благодаря которым каждое вещество стимулирует только свой особый рецепторный механизм. Взаимодействие между молекулами вещества и хеморецепторами представлялось происходящим по типу «ключа и замка» (фиг. 26).



Фиг. 26. Схематическое представление принципов ольфакторной теории «замка и ключа»

Слева изображены три «ключа», представляющие собой молекулы трех пахучих веществ, которые подходят к «замку А» и не подходят к «замку Б». Несмотря на то что эти вещества состоят из различных по форме молекул, они обладают одинаковым запахом.

Это предположение привело к исследованию молекулярной структуры многих пахучих веществ, с тем чтобы выяснить, имеется ли какая-либо общая черта в формуле молекул всех веществ, обладающих, например, запахом мускуса, но отсутствующая у молекул всех веществ с ароматом мяты. Если бы удалось выявить такие черты, то можно было бы считать, что общая геометрическая форма молекул как раз и является «ключом» к «замку» рецепторного механизма. Согласно одной из последних теорий, предложенной Дж. Эймуром, существует семь основных обонятельных рецепторов, чувствительных к камфарным, эфирным, цветочным, мускусным, мятным, острым и гнилостным запахам. Имеются довольно убедительные данные в пользу того, что все вещества, обладающие одним из этих запахов, имеют молекулы сходной формы, и Эймур предполагает, что они подходят к одному из семи «замков» в хеморецепторах, в результате чего в рецепторах каким-то образом возникает

электрический заряд. Предполагается, что «замки» имеют очень простую форму, благодаря чему к ним подходит ряд сходных, но ни в коем случае не идентичных по форме молекул, «ключей». Исследовав структуру молекул различных пахучих веществ, Эймур высказал предположение, что эфирные «ключи» имеют форму палочки, мускусные — форму диска, камфарные — шаровидную форму и т. д.

Согласно другой теории, разработанной Р. Райтом, характерной особенностью молекулы пахучего вещества являются ее колебания, возникающие в результате колебательного движения всех составляющих ее атомов. Таким образом, каждое вещество характеризуется особым типом колебаний, и поэтому химические вещества со сходными колебаниями должны иметь очень похожие запахи.

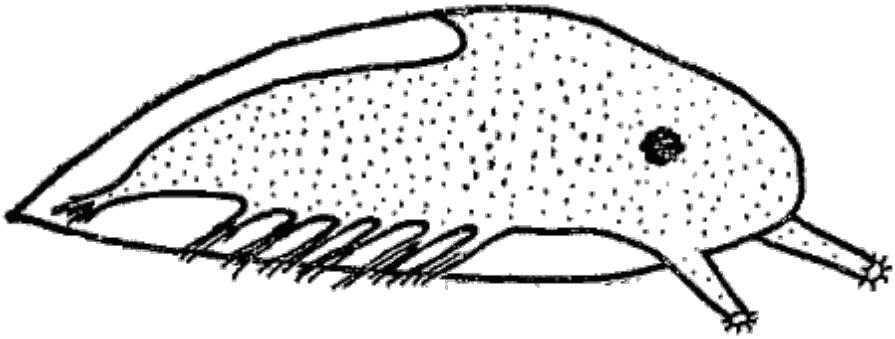
Чтобы отдать предпочтение той или иной теории, необходимо собрать информацию о конфигурациях и колебательных характеристиках молекул множества различных пахучих веществ и посмотреть, действительно ли вещества со сходными запахами имеют одинаковые свойства.

Параллельно с разработкой этих теорий проводили исследования хеморецепторов с целью определить, каким образом они стимулируются запахами. Было обнаружено, что механизм этой стимуляции очень сложен. Каждый хеморецептор реагирует на несколько запахов, причем на разные запахи он реагирует по-разному; по всей вероятности, хеморецептор функционирует примерно так, как и омматидий в глазу насекомого. Отдельный омматидий содержит все элементы сложного глаза и передает в мозг довольно подробную информацию о некоторой части поля зрения, находящейся прямо перед ним. Затем информация от всех омматидиев объединяется, в результате чего создается целостная картина внешнего мира. Подобным же образом, возможно, отдельные хеморецепторы воспринимают отдельные компоненты действующего на них запаха, а все хеморецепторы в совокупности обнаруживают запах, так сказать, «в целом», после чего этот запах анализируется мозгом.

Хеморецепторы насекомых, особенно контактные, изучены гораздо лучше, чем хеморецепторы позвоночных, главным образом благодаря относительной простоте их строения. Хеморецепторы синей мухи находятся в полых волосках, расположенных на ее лапках и хоботке (ротовые части, вытянутые в трубочку, через которую муха всасывает пищу). Если муха голодна или хочет пить, то в ответ на раздражение такого волоска соответствующим химическим веществом хоботок выпрямляется

и приводится в положение, при котором возможно всасывание пищи. Поэтому, нанося капельки различных веществ на кончик волоска, можно довольно легко установить, какие именно вещества стимулируют хеморецепторы. На каждом волоске имеется от двух до пяти рецепторов; опыты, в которых выпрямление хоботка расценивали как показатель химической чувствительности, а также эксперименты по изучению электрической активности отдельных нервных волокон с помощью осциллоскопа показали, что существует четыре типа рецепторов. Одни реагируют на изгибание волоска, другие — на стимуляцию чистой водой, третьи — на определенные сахара, а четвертые — на некоторые соли. Таким образом, если голодная или испытывающая жажду синяя муха ползает по пищевым продуктам или по какой-либо влажной поверхности, ее хоботок автоматически вытягивается и муха начинает пить или есть.

В соответствии с потребностями насекомого меняются и химические вещества, на которые реагируют хеморецепторы. Половозрелые самки синих мух, которые откладывают яйца на мясо, чувствительны к белкам. Многие насекомые-паразиты способны узнавать по запаху так называемых насекомых-хозяев, в которых они откладывают свои яйца. Небольшая оса-хальцида, известная только под научным названием *Trichogramma,* откладывает свои яйца в яйца бабочек. Но при этом самка осы не станет откладывать яйца в яйца бабочек, в которые уже отложили яйца другие трихограммы, хотя она не может видеть эту кладку. Если же в яйце бабочки просверлить крошечные отверстия, имитирующие следы яйцеклада других самок (яйцекладом называется игловидный орган, с помощью которого откладываются яйца), то хальцида тем не менее отложит в него яйца, но она никогда не сделает кладки в те яйца, по которым ходила другая самка. Трихограмма чувствует запах, оставленный другой самкой. Таким простым способом предотвращается откладка слишком большого числа яиц насекомых-паразитов в одно яйцо хозяина, что могло бы привести к нехватке пищи для вылупившихся личинок.



Фиг. 27. Схематическое изображение свободноплавающей личинки морского желудя, покрытой прозрачной раковиной

С помощью своих крепких антенн эта личинка разыскивает подходящее место для поселения. Найдя такое место, она «становится на голову», прикрепляется своими антеннами к камням и превращается во взрослого морского желудя. Пищу она загоняет в рот с помощью своих «ножек».

В начале этой главы мы уже отметили, как трудно отличить друг от друга контактные и дистантные хеморецепоры; если же рассмотреть поведение морского желудя, то здесь трудно разобраться даже в том, какое чувство он использует: обоняние или осязание. Морские желуди относятся к усоногим рачкам — ракообразным, родственным креветкам и крабам; подобно этим животным, они проходят в своем развитии стадию свободноплавающей личинки (фиг. 27), которая со временем превращается в половозрелую форму. Всем, кто рассматривал камни на морском берегу, хорошо знакомы плотные скопления морских желудей, и поэтому сообщение о том, что личинки этих рачков предпочитают селиться около взрослых особей своего вида, вряд ли вызовет удивление. На антеннах личинки имеются своеобразные диски, окруженные волосками, которые используются при обследовании поверхности камней в поисках подходящего места для прикрепления. «Хорошим» местом считается такое, где когда-то сидел другой морской желудь: ведь если он сумел выжить и оставить свой след, то, вероятно, это место окажется подходящим и для других желудей. След, оставленный предыдущим жильцом, представляет собой белок, сходный с тем, который входит в состав твердых покровов всех ракообразных и близких к ним животных: мокриц, насекомых и пауков, но морские желуди способны узнавать тот особый белок,

который имеется только у их вида. Своеобразие этого белка состоит в том, что он совершенно не растворяется в воде; поэтому морским желудям приходится иметь дело не с отдельными частицами белка, находящимися в воде, а со сплошной белковой массой. Возможно, личинка морского желудя каким-то образом «определяет на ощупь» конфигурацию белковых молекул. Если окажется, что рецепторы, находящиеся на антеннах усоногого рачка, реагируют только на те молекулы, которые по своей структуре близки к молекулам упомянутых выше белков, это послужит подтверждением пригодности теории, основанной на принципе «ключа и замка», для объяснения механизма обоняния.

Нам важно не только понять, чем определяется запах химических веществ и почему они имеют различные запахи, но и установить, при каких концентрациях этих веществ в воздухе их запах становится ощутимым; это необходимо для того, чтобы рассчитать остроту обоняния [3] и определить, какую роль оно играет в жизни различных животных. Острота обоняния измеряется минимальной концентрацией вещества, при которой можно уловить его запах, и обычно выражается числом молекул на 1 $см^3$. Эту величину не так уж легко измерить: даже если удается получить определенную концентрацию вещества в воздухе, трудно ввести его в нос именно в такой концентрации, не допустив ее понижения за счет находящегося в носовой полости воздуха. Чувствительность органов обоняния к различным веществам различна. Сероводород (газ с запахом «тухлых яиц») нисколько не менее токсичен, чем цианистый водород, но он гораздо менее опасен, поскольку мы можем ощутить запах этого газа при чрезвычайно низких его концентрациях.

Органы обоняния человека обладают удивительно высокой чувствительностью к некоторым запахам. Был поставлен эксперимент, в котором один человек прошел босиком по расстеленным на полу листам чистой бумаги, а другой спустя полминуты смог по запаху определить, на какие именно листы он наступал. Если даже человек может по запаху отыскать такой след, хотя бы совсем свежий, то не удивительно, что собаки прекрасно справляются с этим.

Было поставлено множество экспериментов, в которых изучалась способность собаки по запаху отыскивать чей-либо след. Первые эксперименты были проведены еще в 1885 году Д. Романесом. Он возглавил цепочку из двенадцати человек, которые шли гуськом, причем каждый ступал точно в след впереди идущего. Пройдя некоторое расстояние, эти люди разделились на две группы, и каждая группа пошла своим путем к

месту укрытия. Затем выпустили собаку Романеса, и она сумела отыскать своего хозяина почти не останавливаясь на пути. В других экспериментах она шла по следам человека, обутого в ботинки ее хозяина, но теряла след, когда ботинки обертывали бумагой.

Еще более отчетливо была продемонстрирована острота обоняния собак в экспериментах с однояйцовыми близнецами: группа людей, среди которых было двое близнецов, прошла по полю и затем разделилась пополам, так что в каждой новой группе было по одному близнецу; собака пошла по следу того близнеца, с запахом которого ее познакомили перед опытом. Если же один из близнецов, запах которого давали нюхать собаке, в опыте не участвовал, она шла по следу, оставленному другим близнецом. Это означает, по-видимому, что запахи однояйцовых близнецов очень сходны и собака может отличить их друг от друга лишь в том случае, когда встречается с ними одновременно.

Мы настолько привыкли к тому, что собак используют в качестве следопытов, что доказательства остроты их обоняния не вызывают у нас никакого удивления. Может показаться, что опыты Романеса и других исследователей доказывают лишь очевидные вещи, однако в научных исследованиях это совершенно неизбежно. Мы не вправе принимать что-либо на веру, без тщательной экспериментальной проверки, поскольку любое наблюдаемое нами явление может иметь какие-то не слишком явные причины, которые могли остаться незамеченными. Не убедившись в достоверности какого-либо факта или теории, нельзя положить их в основу дальнейшей работы, сколь бы очевидными они ни казались. Иначе вся работа может пойти насмарку. Тем не менее бездоказательные утверждения делали и продолжают делать довольно часто.

В течение полувека говорили о том, что киви находят пищу по запаху. Это предположение кажется обоснованным, поскольку киви питаются дождевыми червями, которых они разыскивают в сырой почве с помощью своего длинного клюва и поскольку это единственные птицы, у которых ноздри расположены на кончике клюва. Однако обоняние у птиц развито очень слабо, и если киви находят свою пищу по запаху, они составляют исключение.

Только в 1968 году были опубликованы данные (Nature, декабрь, 1968), доказывающие способность киви обнаруживать пищу по запаху. В птичьем заповеднике в Новой Зеландии киви приучили находить пищу, запечатанную в алюминиевые трубочки и закопанную в землю. Киви быстро обучились этому. Затем часть трубочек заполнили дождевыми червями или какой-либо другой

пищей, а остальные — землей. Алюминиевые трубочки плотно обвязали сверху кусочками нейлоновой ткани и засыпали большим количеством земли. Утром было обнаружено, что ночью киви продырявили только те трубочки, в которых была пища, а трубочки, заполненные землей, не тронули.

По сравнению со способностью киви разыскивать пищу в земле способность мигрирующих рыб, например лососей, находить путь вверх по реке к своим родным водоемам, куда они отправляются для нереста, кажется почти сверхъестественной. На самом деле магия здесь ни при чем; по всей вероятности, рыбы находят дорогу на родину, ориентируясь сначала по солнцу, а затем по запаху. Однако никто еще точно не показал, как именно они это делают. Каждый год лососи совершают путь из океана, где они кормились, к устьям родных рек, а затем с невероятной решимостью плывут вверх по реке, многократно преодолевая пороги и стремясь во что бы то ни стало добраться до своих нерестилищ.

Миграция лососей состоит из двух этапов. Сначала они плывут от морских «пастбищ» к устью реки, а затем путешествуют вверх по реке до мест нереста. Путь к устью реки может насчитывать много сотен километров, как, например, у шотландского лосося, который кормится у берегов Гренландии, почти в 4000 км от Шотландии. Предполагают, что на этом этапе миграции лосось ориентируется по солнцу, примерно так же, как птицы. Пойманные лососи теряют способность ориентироваться, когда небо покрыто облаками, а в лабораторных условиях они руководствуются искусственным «солнцем».

Навигация по солнцу является, вероятно, достаточно точной, для того чтобы лосось оказался на расстоянии около 100 км от своей родной реки. Начиная с этого места, лосось отыскивает путь вверх по реке, руководствуясь какими-то другими ориентирами. Ученых давно интересовала эта способность лосося находить свои родные места, где происходит их нерест, выбирая нужное направление на каждом разветвлении реки. Лососи, которые были помечены перед тем, как они покинули водоем, где вылупились из икры, через несколько лет вернулись для размножения в то же место. Иногда на одно и то же место возвращалось до 10 000 и более меченых лососей и ни один не сбивался с пути. Теперь уже достаточно точно доказано, что лосось каким-то образом улавливает особый запах своего родного водоема. Хеморецепторы у лососевых рыб лежат в неглубоких U-образных трубочках, расположенных прямо впереди глаз (фото XIV). Вода входит в один конец трубочки, проходит над хеморецепторами и выходит из другого конца, подгоняемая

пульсирующими движениями микроскопических ресничек или током воды по поверхности кожи, вызванным движениями рыбы. Эксперименты американских исследователей, затыкавших «ноздри» лосося ватными тампонами, показали, что эти рыбы на пути к нерестилищу руководствуются обонятельными сигналами. Лососи с тампонами совершенно теряли способность находить верный путь (иногда это удавалось им чисто случайно); вместе с тем лососи, «ноздри» которых не были закрыты, находили дорогу к «дому» даже в том случае, если их выпускали в реку выше их родного притока. Они плыли вниз по течению навстречу массе других лососей, поднимавшихся вверх, пока не находили правильный путь.

Эти данные были подкреплены результатами электрофизиологических исследований. Нескольким лососям, выловленным на их нерестилищах, пропускали через ноздри воду, взятую в разных участках реки. Когда хеморецепторы лосося омывались водой из его родного притока, в обонятельной луковице, находящейся на основании мозга, наблюдалась мощная электрическая активность, тогда как вода из чужих нерестилищ не вызывала никакого ответа; вместе с тем под действием воды, взятой из реки ниже нерестилища подопытного лосося, в его обонятельной луковице можно было наблюдать слабую реакцию.

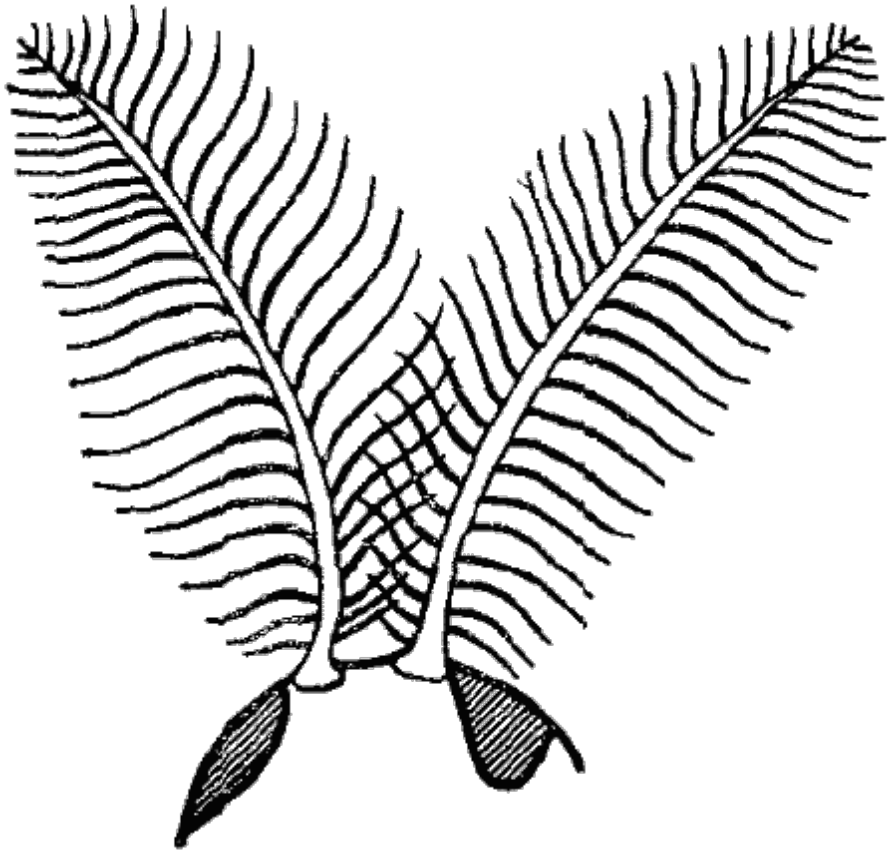
Отсюда следует, что вода из родного нерестилища лосося обладает определенным запахом, отличающимся от запахов чужих нерестилищ. Было вычислено, что даже из очень небольшого притока реки в ее устье поступает достаточное количество различных веществ, чтобы рыбы могли уловить специфический запах родных мест. Однако для идентификации этого запаха понадобятся длительные и дорогостоящие исследования. Концентрации соответствующих веществ столь малы, что это сильно затрудняет их анализ; кроме того, в воде слишком много различных веществ, которые могут участвовать в создании специфического запаха водоема. Он может быть обусловлен водорослями или веществами, вымываемыми из наносов реки. Химический анализ не выявил никакой существенной разницы между пробами воды, взятыми из различных притоков реки, но при исследовании реакции рыб на различным образом обработанную воду удалось установить, что растворенное в воде вещество, которое привлекает рыб, представляет собой органическое соединение, т. е. имеет растительное или животное происхождение.

В последнее время идентифицирован ряд химических веществ, привлекающих насекомых; правда, для этого потребовалось много времени и усилий. Найти такие вещества

было очень важно, поскольку их можно использовать в качестве «приманки» для отлова насекомых-вредителей. Обоняние играет очень большую роль в жизни насекомых: они используют его не только при добывании пищи, но и при поисках партнеров для спаривания, распознают по запаху членов своего сообщества или семьи; кроме того, обоняние имеет большое значение для организации деятельности сообщества. Во всех этих случаях запахи служат средством общения между отдельными насекомыми; соответствующие вещества носят название *феромонов*. Подобно тому как гормоны служат химическими «посыльными», передающими команды от одной части организма к другой, феромоны передают информацию вне организма — от одних особей к другим. Пчелиная матка, например, привлекает трутней запахом секрета особых желез, расположенных на ее ротовых частях. Этот специфический запах, привлекающий только самцов, настолько сильный, что может привлекать их на расстоянии нескольких сот метров. Более того, этот запах не только привлекает трутней, но и побуждает их спариваться с маткой: так, если смочить кусочек промокательной бумаги секретом желез пчелиной матки и подвесить его на высоте около 5 м от земли, т. е. на уровне полета матки, то трутни будут пытаться спариваться с бумагой. Во время брачного полета матку окружает множество трутней; в процессе спаривания им передается запах матки, и другие трутни по ошибке начинают их преследовать.

Один из феромонов, который необходимо идентифицировать, секретируется самками шелкопряда. Он носит название *бомбикол* (от латинского названия тутового шелкопряда — *Bombyx mori)*. Чтобы выделить бомбикол, понадобилось вырезать пахучие железы у более чем трехсот тысяч самок шелкопряда. Это была очень трудная задача, за которой последовала еще более кропотливая работа: проанализировать жидкий экстракт желез и установить, какое именно вещество привлекает самцов шелкопряда. Для этого экстрагируемую жидкость делили на две части так, чтобы в каждой из них содержались различные химические вещества. Затем каждую часть испытывали на самцах шелкопрядов, чтобы установить, какая из них вызывает реакцию и, следовательно, содержит феромон. Многократно повторяя эту процедуру, жидкость постепенно очищали, и в конце концов осталась капля маслянистой жидкости — всего 4 мг. Это был чистый бомбикол; одной миллионной доли пикограмма (один пикограмм равен миллионной доле грамма) этого вещества было достаточно, чтобы самец шелкопряда пришел в возбужденное состояние.

Теперь хорошо известно, что у многих насекомых феромоны служат для привлечения самца к самке и наоборот; иногда насекомые могут привлекать особей противоположного пола на расстоянии нескольких километров (фиг. 28). На таком расстоянии они не могут определить, с какой стороны доносится запах, но они летят против ветра, а как только теряют запах, начинают двигаться по кругу и в конце концов оказываются достаточно близко к источнику запаха, чтобы обнаружить небольшое повышение его концентрации; это позволяет насекомым найти правильное направление, приводящее их к цели. Для привлечения насекомых теперь используют феромоны, найденные методом проб и ошибок. Это гораздо проще, чем выделять их путем систематического анализа необработанного материала, экстрагируемого из тел насекомых; химический анализ этого материала настолько трудоемок, что испытание реакции насекомых на множество разнообразных химических веществ занимает обычно гораздо меньше времени. Обычно сначала находят несколько соединений, которые вызывают хотя бы слабую реакцию насекомых, а после этого уже относительно легко сузить их круг и найти среди них одно, обладающее очень сильным действием.



Фиг. 28. Перистые антенны мотылька усажены хеморецепторами, с помощью которых самец может уловить запах самки, удаленной от него на 2…3 км.

Средиземноморские пестрокрылки *(Ceratitis capitata)* являются вредителями апельсиновых и лимонных плантаций; исследования показали, что их привлекает дягильное масло. К сожалению, это вещество довольно редкое и к тому же дорогостоящее; однако в результате дальнейших испытаний было найдено дешевое синтетическое соединение, которое удивительно хорошо привлекает самцов пестрокрылки. Одно из преимуществ использования химических атрактантов для снижения численности вредителей состоит в том, что они обладают очень сильным действием: например, одна самка пилильщика (вредитель древесины) заманивает в ловушку до 11000 самцов. Другая очень важная особенность этих веществ состоит в том, что каждое из них привлекает особей только одного вида, а это значит, что такая ловушка не погубит полезных или безвредных

насекомых, которые при обычном опрыскивании посевов часто страдают больше, чем вредители. Если же вредители попадают в ловушку и мгновенно погибают, то это исключает возможность перехода ядохимикатов из их организма к хищным животным, которые часто гибнут, поедая отравленных насекомых. Другой способ борьбы с вредителями с помощью феромонов состоит в том, чтобы как бы «окутать» территорию соответствующим запахом, в результате чего хеморецепторы оказываются перевозбужденными, насекомые приходят в замешательство и теряют способность находить партнеров для спаривания.

Феромоны помогают общественным насекомым объединяться в сообщества и организовывать свою деятельность внутри сообщества. Тот же самый запах, который привлекает трутней к матке во время ее брачного полета, регулирует поведение пчел в улье, например предотвращает появление новых маток. Феромон гераниол, который рабочие пчелы выделяют во время виляющего танца, дополняет информацию, передаваемую танцем. Если рабочая пчела жалит «незваного гостя», она оставляет на месте укуса метку в виде крошечной капельки феромона, после чего другие пчелы начинают жалить эту мишень и концентрация яда повышается.

Муравьи и термиты оставляют химические следы, чтобы помочь своим собратьям обнаружить источник пищи. Муравей-вор *(Solenopsis)*, имеющий в Америке дурную славу из-за того, что причиняет сильную боль неосторожным людям, оставляет следы, периодически высовывая жало и касаясь им земли. Любой рабочий муравей, наткнувшийся на эти метки, тотчас же отправляется по следу и таким образом приходит к источнику пищи. Этот след представляет собой не просто ряд «вех»: муравьи оставляют такие следы по дороге домой только в том случае, если им удалось найти пищу. Таким образом, запах следа усиливается, если найден богатый источник пищи: чем сильнее запах следа, тем больше муравьев идет по нему. Затем по мере истощения запасов пищи некоторые муравьи возвращаются домой голодными и не оставляют своей пахучей метки, поэтому след постепенно ослабевает. И наконец, когда источник пищи иссякнет, след исчезает. Это очень точный способ регуляции рабочей силы, необходимой для перенесения пищи домой, в зависимости от количества пищи; благодаря феромону вся операция осуществляется с максимальной экономией.

У некоторых муравьев существует также «запах тревоги», который они выделяют, если их потревожить; этот запах, подобно запаху муравьиных следов, связан с определенным типом поведения, которое имеет очень большое значение для

муравьиного семейства. Когда появляется запах тревоги, он в течение считанных секунд распространяется во все стороны и приводит всех муравьев, находящихся в радиусе 10…15 см, в состояние крайнего возбуждения. Реакция рабочих муравьев проявляется в том, что они направляются к тому месту, где возникло беспокойство. Если опасность миновала, феромоны постепенно исчезают и муравьи успокаиваются; в противном случае выделяется все больше феромонов и все больше муравьев приходит в состояние тревоги. Таким образом, небольшие нарушения порядка в муравейнике быстро устраняются, а серьезные нападения приводят к всеобщей мобилизации.

Поведение общественных насекомых часто заставляет людей удивляться и задумываться над тем, не обладают ли эти насекомые интеллектом. Сложная общественная организация, забота о потомстве, умение добывать и хранить пищу, защищать свой дом создают впечатление, что животные, ведущие себя таким образом, весьма «разумны». Однако у насекомых очень маленький «головной мозг», представляющий собой всего лишь небольшое утолщение центральной нервной системы. Совершенно очевидно, что это исключает возможность какой-либо сложной нервной деятельности и, как мы уже видели, поведение насекомых отличается крайней простотой. Например, для того чтобы вызвать пищевое поведение у мясной мухи, достаточно стимулировать один хеморецептор. В сущности все описанные в этой главе примеры поведения общественных насекомых показывают, что их кажущийся интеллект — просто результат «слепой» реакции на внешние стимулы; однако как сами эти стимулы, так и реакции на них прекрасно соответствуют биологическим потребностям животных.

По сравнению с тем, что мы знаем сегодня о поведении общественных насекомых и о том, какую роль в нем играет обоняние, наше представление об общественном поведении млекопитающих только еще начинает формироваться. Всем известно, что собаки постоянно пользуются пахучими метками; поскольку собака никогда не проходит мимо пахучей метки, не изучив ее (а частенько и вносит в нее свой «вклад»), мы можем сделать вывод, что для собак эти метки должны иметь очень важное значение. На основании тщательных наблюдений удалось установить, что большинство млекопитающих живет в мире запахов и многие из них используют запахи для того, чтобы обмениваться друг с другом информацией.

Прежде всего запах служит для того, чтобы объявить о своем праве на территорию. Изо дня в день убежище животного пропитывается его запахом, но этот естественный запах часто

усиливается пахучими метками, создаваемыми при мочеиспускании, дефекации или секрецией особых желез. У многих оленей и антилоп имеются предглазничные железы, которые имеют вид небольших ямочек, расположенных впереди глаз. В октябре самцы ланей метят свою территорию: они взрыхляют землю рогами и сдирают кору с деревьев. Олень трется мордой о дерево, оставляя на нем пахучее вещество из своих предглазничных желез. То же самое происходит, когда олень задевает головой листву деревьев или высокую траву. У многих других животных пахучие железы находятся у основания хвоста. Барсуки, например, метят свою территорию, прижимая заднюю часть тела к камням или стволам деревьев.

Было бы утомительно перечислять различные типы пахучих желез, которые имеются у млекопитающих, а также способы, которыми пользуются животные для распространения своих запахов; во всех случаях функция запаха одинакова: «возвести ограду» вокруг индивидуальной территории, которая препятствовала бы вторжению чужестранцев (если, конечно, это не особи противоположного пола, поскольку в этом случае пахучие метки оказывают обратное действие). Кроме того, запах создает у животного чувство уверенности; оказавшись в новой клетке, животное начинает с того, что метит всю клетку своим запахом. Самец хомячка, попадая на территорию самки, на ходу рассеивает свою пахучую метку и метит даже гнездо самки; другие млекопитающие метят своим пахучим веществом также и брачных партнеров.

Некоторые млекопитающие считают своими владениями не какую-то определенную территорию, а целую сеть тропинок; при этом тропинки, принадлежащие различным особям, нередко пересекаются и перекрываются. На этих перекрестках животные оставляют свои пахучие метки, сообщая таким образом другим животным, которые пользуются теми же тропинками, не только о том, что они здесь были, но и о том, какого они пола и в каком состоянии находится их репродуктивная система; свежесть метки позволяет судить о передвижениях животного. Собаки — наиболее хорошо известные нам животные, которые метят свои владения и исследуют «автографы» всех тех, кто проходил по ним; коты тоже оставляют пахучие сигналы, хотя мы и не видим, когда они это делают. Бегемот очень оригинальным способом обеспечивает распространение своего запаха: во время дефекации он машет хвостом из стороны в сторону, разбрызгивая помет по довольно большой площади, так чтобы он попал на окружающую растительность на высоте ноздрей бегемота.

Феромоны млекопитающих столь же специфичны, как и у

насекомых. Животные обычно не обращают никакого внимания на сигналы животных других видов. Оленьи мыши, например, используют запах для предотвращения межвидового скрещивания. Американская оленья мышь по внешнему виду и образу жизни напоминает обыкновенную лесную мышь. На обширых территориях страны — от болотистых мест до полупустынь — обитает 55 видов мышевидных грызунов, а в некоторых местах несколько видов живут вместе, но даже в таких местах не происходит межвидового скрещивания. Как животные используют запах для сохранения обособленности вида, было показано в экспериментах со специальными клетками, разделенными на три отсека. В один из отсеков помещали, например, оленью мышь из района Скалистых гор, а в другой — оленью мышь из Флориды. Когда оба отсека приобрели характерные для мышей запахи, этих мышей убрали. Затем в третий отсек поместили новую мышь, принадлежавшую к одному из этих двух видов, дав ей возможность двигаться по всем отсекам. Регистрируя время пребывания мыши в каждом отсеке, удалось показать, что она предпочитала ту часть клетки, в которой сохранился запах мыши ее же вида. Почти наверняка именно запах привлекает друг к другу мышей одного вида, даже если они занимают одно и то же местообитание с мышами других видов. В этих же опытах было установлено, что самцов мышей особенно притягивала та часть клетки, в которой стоял запах самки их вида, находившейся в состоянии готовности к спариванию.

Запах имеет очень большое значение и для общественных животных. Животные, принадлежащие к одной группе, постоянно находятся в тесном контакте и трутся друг о друга, в результате чего приобретают общий запах. Иногда этот запах распространяется намеренно: например, кролики-самцы метят крольчат своей группы, потирая их своим подбородком, на котором находятся железы, вырабатывающие пахучий секрет. Групповой запах уменьшает агрессивность между членами группы и дает возможность мгновенно опознать чужака. Если в помещение, где живет вполне сложившаяся группа крыс, поместить новую крысу, хозяева тут же на нее набрасываются. Они примут ее (если, конечно, она выживет) только после того, как она приобретет запах данной группы. Пчелы также используют групповой запах, чтобы узнать своих сожителей по улью. Любое чужое насекомое, пытающееся проникнуть в улей, будет убито пчелами-сторожами.

Недавно было установлено, что групповой запах имеет и другую, быть может даже более важную, функцию. Если

содержать колонию крыс в просторном помещении, то их численность возрастает не бесконечно, а стабилизируется на каком-то определенном уровне. Это обусловлено не увеличением смертности и не просто повышенной гибелью молодняка. Численность популяции стабилизируется, когда число особей на квадратный метр становится несколько больше, чем в естественных условиях обитания, и именно плотность популяции является фактором, тормозящим дальнейшее увеличение численности крыс. Когда численность крыс или других животных чрезмерно возрастает, драки между ними становятся обычным явлением, а у членов группы наблюдаются признаки физического и нервного стресса. Функции желез внутренней секреции нарушаются, и поведение животных становится аномальным. Особенно заметно это сказывается на брачном поведении. Процедура ухаживания нарушается, самки теряют способность давать приплод, а те, которым это удается, часто не проявляют должной заботы о потомстве. Короче говоря, жизнь сообщества нарушается, рождаемость падает, а смертность молодняка увеличивается.

Имеются достаточно веские основания полагать, что важную роль в этих изменениях играют феромоны. Если через четыре дня после спаривания подсадить к беременной самке чужого самца, ее беременность прерывается. При этом вовсе не обязательно, чтобы новый самец вступил с ней в контакт. Для прекращения беременности достаточно того, что его запах проникнет в клетку самки. Создается впечатление, что запах самца каким-то образом предотвращает секрецию гормона, который регулирует половой цикл самки.

ГЛАВА 9
Восприятие вибраций

Осязание, или чувство прикосновения, — это способность ощущать давление; его обеспечивают рецепторы, по своей структуре и функции напоминающие пачиниевы тельца, описанные в гл. 1. Эти рецепторы, называемые *механорецепторами,* распределены по поверхности тела неравномерно. Например, на тыльной стороне кисти их меньше, чем на ладони, и поэтому тыльная сторона менее чувствительна к прикосновениям. На кончиках пальцев находится особенно много механорецепторов; вот почему кончики пальцев обладают чрезвычайно высокой чувствительностью.

Чувствительность *различных* участков кожи легко проверить с помощью двух булавочек или жестких щетинок. Покалывая булавками какой-либо участок кожи, можно определить, при каком минимальном расстоянии между ними уколы будут восприниматься раздельно (при проведении этого эксперимента необходимо завязать испытуемому глаза). На тыльной стороне кисти уколы воспринимаются раздельно, если расстояние между булавками составляет не менее 32 мм; на ладони для этого достаточно расположить булавки на расстоянии 11 мм, а на кончиках пальцев — на расстоянии всего лишь 2 мм друг от друга. Самая чувствительная к прикосновениям часть тела — язык; здесь уколы двух булавок воспринимаются раздельно даже тогда, когда расстояние между ними составляет 1 мм. Вот почему любая язвочка во рту или щель на месте удаленного зуба всегда кажутся нам такими большими.

Важная особенность чувства прикосновения состоит в том, что при постоянном действии раздражителя последний быстро перестает ощущаться. Мы почти тотчас же забываем о надетой шляпе, так как кожные механорецепторы головы быстро адаптируются к новой ситуации. Когда мы снимем шляпу, восстановление исходного состояния этих механорецепторов происходит медленно, и потому нам кажется, будто шляпа все еще находится на голове. Адаптация механорецепторов вовсе не означает, что они перестают функционировать: мы в любой момент можем сказать, есть ли шляпа у нас на голове, достаточно лишь сосредоточить на этом внимание.

С помощью осязания человек получает самые общие сведения, например, о том, из какой ткани сшита одежда, или о том, лежит ли он на боку или на спине. Кроме того, осязание

необходимо и для выполнения специальных задач, когда мы совершаем руками какую-нибудь сложную и тонкую работу. При исследовании какого-либо предмета мы используем руки в качестве органов осязания, дополняя с их помощью информацию, полученную при осмотре предмета. Осязание, в основе которого лежит ощущение давления, играет важную роль в жизни многих животных. Такие различные существа, как змеи и дельфины, во время ухаживания ласкают партнеров, сообщая о своих намерениях с помощью прикосновений; более низкоорганизованные животные воспринимают прикосновение или вибрацию как сигнал опасности. Нежные актинии, живущие на дне моря, в ответ на прикосновение отдергивают щупальца и прячут их в своих трубочках, а улитки, если к ним прикоснуться, втягиваются в раковины.

Предполагают, что вибриссы служат органами осязания, поскольку у их основания находится целая сеть механорецепторов; однако еще никому не удалось выяснить, как именно они используются. У кошки имеется две группы вибрисс, расположенных по обе стороны носа; кроме того, у нее есть пучки вибрисс над глазами и в нижней части подбородка. Все вместе эти вибриссы создают вокруг головы кошки своеобразный веер из щетинок; естественно предположить, что кошка использует их во время ночных прогулок, чтобы избежать столкновений с препятствиями.

В гл. 1 говорилось, что при изучении чувств какого-либо животного необходимо прежде всего узнать, какие органы чувств развиты у него наиболее сильно. И, наоборот, прежде чем изучать какой-либо орган чувств, следует внимательно понаблюдать за животным, которое, по-видимому, использует это чувство. Так, например, у кошачьих, выслеживающих добычу ночью, вибриссы развиты лучше, чем у собачьих, которые в естественных условиях обычно охотятся в дневное время. Песчанки, живущие в пустынях Северной Африки и Азии, проводят весь день в норах и выходят из них только ночью. Эти зверьки, ставшие очень популярными у любителей комнатных животных, имеют всего около 10 см в длину (от кончика носа до основания хвоста), а их вибриссы торчат в стороны на 5 см и вперед на 3 см. Можно предположить, что с помощью таких вибрисс песчанка исследует стенки своей норки и обнаруживает препятствия на пути. У водных животных, таких, как тюлень или выдра, вибриссы также хорошо развиты и, возможно, помогают им находить добычу или обнаруживать препятствия в мутной воде.

Итак, основываясь на косвенных данных, вполне естественно предположить, что животные пользуются вибриссами для

обнаружения каких-либо объектов, находящихся в непосредственной близости от них. Весьма вероятно, что с помощью вибрисс животное способно многое узнать о каком-либо объекте, так же как слесарь с помощью отвертки способен определить форму головки шурупа и не глядя вставить отвертку в ее прорезь. Можно рассматривать вибриссы как продолжение тела животного, так же как отвертку можно считать продолжением пальцев слесаря.

Вибриссы могут использоваться и для «дистантного осязания», т. е. с их помощью можно обнаруживать объекты, находящиеся на некотором расстоянии от животного. Движения объекта создают волнообразные колебания воздуха или воды, которые вызывают соответствующие колебания вибрисс, точно так же как звуковые волны заставляют вибрировать антенны комаров. Эти колебания, к которым, возможно, чувствительны вибриссы, характеризуются очень низкой частотой и воспринимаются с помощью осязания, а не слуха, подобно тому как мы ощущаем вибрации, когда мимо нас прогромыхает тяжелый грузовик. Колебания, которые мы воспринимаем с помощью уха, отличаются от колебаний, которые мы осязаем, только по частоте. Ухо воспринимает высокочастотные колебания, тогда как волны низкой частоты ощущаются с помощью органов осязания. Почему бы не предположить, что тюлени и выдры способны обнаруживать плавающую поблизости рыбу по колебаниям воды, которые вызываются ее движением? При этом вибриссы должны действовать подобно рычагам: любое слабое движение будет усиливаться и стимулировать механорецепторы, сконцентрированные у оснований *вибрисс*.

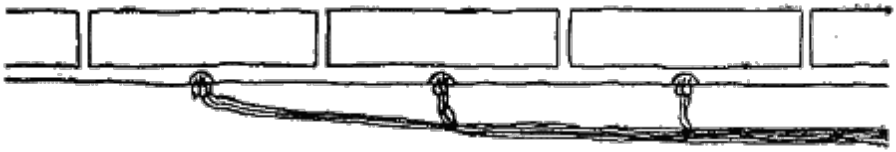
Еще одно водное млекопитающее, которое может пользоваться «дистантным осязанием», — это дельфин афалина. Мы уже отмечали, что дельфины и близкие к ним виды животных обладают хорошо развитым аппаратом эхолокации, помогающим им обнаруживать добычу; можно было бы предположить, что любая другая система органов чувств для них совершенно лишняя. Однако и афалина и другие дельфины рождаются с несколькими щетинками на морде. Эти щетинки вскоре отпадают, но ямки, из которых они росли, остаются. У взрослого дельфина в каждой такой ямке имеется небольшой «пенечек» — остаток вибриссы, окруженный рецепторами. Пока что мы не располагаем никакими доказательствами того, что эти остатки вибрисс выполняют какую-либо функцию, однако они могли бы использоваться для обнаружения недоступных уху низкочастотных колебаний или завихрений, приходящих от других дельфинов или от камней.

У крота имеется целый набор вибрисс, и вполне вероятно, что он использует их в качестве органов «дистантного осязания» при передвижениях по своим подземным ходам. Хорошо известна способность кротов избегать ловушек, которые ставят им в норы. Кроты засыпают землей подходы к ловушкам и прорывают вокруг них обходные ходы; вполне возможно, что кротам помогает в этом способность обнаруживать встречающиеся на их пути препятствия с помощью вибраций. Тело крота настолько плотно прилегает к стенкам норы, что крот, по сути дела, движется подобно поршню в цилиндре. Создаваемые кротом воздушные потоки могут усиливаться по мере их распространения вдоль хода; *весьма вероятно,* что крот ощущает их, когда они отражаются от препятствия и возвращаются к нему. Таким же образом ему легко уловить и движения других кротов.

Все, о чем говорилось в предыдущих главах, показывает, что мы еще слишком мало знаем, как функционируют органы чувств животных. Всем хорошо известен такой орган чувств, как вибриссы, и все согласны с тем, что они непосредственно связаны с осязанием, однако еще никому не удалось выяснить, каким образом они осуществляют свою функцию. Единственный, по-видимому, эксперимент, поставленный для выяснения этого вопроса, состоял в том, что нескольким мышам обрезали вибриссы, а затем наблюдали за их поведением. Оказалось, что такая операция нисколько не уменьшала шансов мышей остаться в живых; однако мы не очень-то много узнали из этого эксперимента; вероятно, такие же результаты мы получили бы, отрезав мышам хвосты. Лишь в одном случае с некоторой долей вероятности можно говорить о том, что вибриссы играют какую-то роль в поведении животных: самка морского котика отгоняет агрессивных самцов, хватая их за вибриссы. Охотники на котиков и ученые используют эту специфическую чувствительность: пробираясь по лежбищу, они защищаются от попадающихся на пути рассерженных котиков, проводя по их вибриссам бамбуковыми палками.

Такими же загадочными остаются пока и органы боковой линии, которые обнаружены почти у всех рыб и водных амфибий, например у тритона. Эти органы расположены в виде цепочки по бокам тела животного. В области головы цепочка разветвляется. Сенсорные органы лежат в особых каналах, погруженных в кожу и — сообщающихся с внешней средой посредством небольших пор. Поры можно хорошо рассмотреть на боковой поверхности тела карпа (фото XIV). Каждый орган расположен не непосредственно под порами, а в промежутках между ними и представляет собой группу углубленных в дно канала механорецепторов,

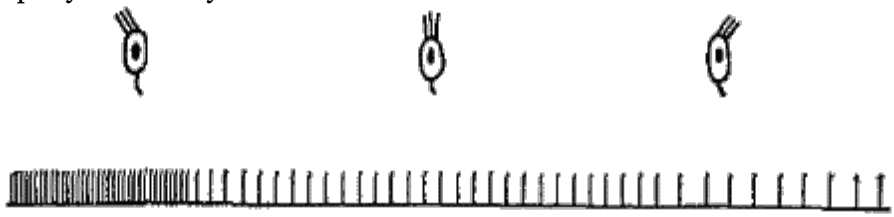
волосковидные отростки которых оканчиваются в желеобразном бугорке — *купуле* (фиг. 29). Вода свободно протекает по каналам, и любые течения или вибрации вблизи рыбы заставляют воду входить через поры в канал или выходить из него; перемещаясь вдоль канала, вода деформирует желеобразную купулу и изгибает волоски рецепторных клеток.



Фиг. 29

Органы боковой линии рыб и земноводных находятся в особых каналах, которые с помощью небольших пор сообщаются с внешней средой. Вода свободно попадает в эти каналы и вытекает из них; ее движение стимулирует органы чувств, напоминающие по форме маленькие холмики

Механизм работы рецепторов боковой линии достаточно легко исследовать с помощью микроэлектродов, поскольку эти рецепторы можно стимулировать, пропуская воду через две соседние поры. В этом случае можно получать импульсы от единичного органа чувств. Когда давление воды со всех сторон купулы одинаково, наблюдается медленный, но непрерывный разряд нервных импульсов постоянной частоты. Если вода течет по каналу в одном направлении, изгибая соответствующим образом желеобразную купулу, частота нервных импульсов возрастает; если же вода движется в другую сторону, частота импульсов падает (фиг. 30). Таким образом, изменения давления воды по обе стороны от рыбы легко воспринимаются органами боковой линии, и эта информация передается в центральную нервную систему.



Фиг. 30

В состоянии покоя рецепторы органов боковой линии генерируют нервные импульсы постоянной частоты. Если чувствительные волоски изгибаются в одну сторону, то частота разрядов увеличивается, если в другую — уменьшается

Эксперименты, о которых мы сейчас рассказали, свидетельствуют о том, что боковая линия воспринимает изменения давления воды, однако о возможной функции этого органа остается только догадываться. Хорошо известно, что рыбы, обитающие в реках, в течение долгого времени могут «стоять» на месте; при этом головы их направлены против течения; возможно, рыбы, используя сигналы, приходящие от органов боковой линии, с помощью соответствующих плавательных движений компенсируют изменения скорости течения воды. Однако экспериментальным путем было показано, что рыбы фиксируют свое положение относительно какого-либо наземного ориентира, пользуясь зрением; и поэтому более вероятно, что с помощью органов боковой линии рыба улавливает возникающие около нее изменения течения воды, вызванные другой рыбой, плавающей поблизости, или завихрениями воды около камней. Плывущая рыба создает перед собой волны давления, которые она может обнаруживать после их отражения от встретившихся на пути препятствий, т. е. осуществляет нечто вроде эхолокации. При электрофизиологическом исследовании нерва, отходящего от органов боковой линии рыбы, было обнаружено, что, когда мимо проплывала другая рыба, в этом нерве возникала вспышка нервных импульсов. Это означает, что рыбы способны отыскивать свою жертву по создаваемым ею колебаниям; такая способность должна быть особенно полезной для глубоководных рыб, живущих в полной темноте. На головах многих глубоководных рыб обнаружены хорошо развитые органы боковой линии. Это обстоятельство подтверждает высказанное нами предположение, хотя мы еще так мало знаем о жизни глубоководных рыб, что подобные предположения представляют собой не более чем догадки.

Полагают также, что боковая линия играет какую-то роль при общении рыб друг с другом. Самцы многих пресноводных рыб демонстративно бьют хвостом, когда ухаживают за самками или отгоняют самцов-соперников. Самцы цихлид (тропических рыбок, очень популярных у аквариумистов) плавают при этом рядом, как бы демонстрируя себя сбоку, и совершают резкие движения хвостами в сторону соперника, но никогда на него не нападают. Возможно, эти движения усиливают зрительное впечатление от яркой окраски рыб; однако движения хвоста создают в воде

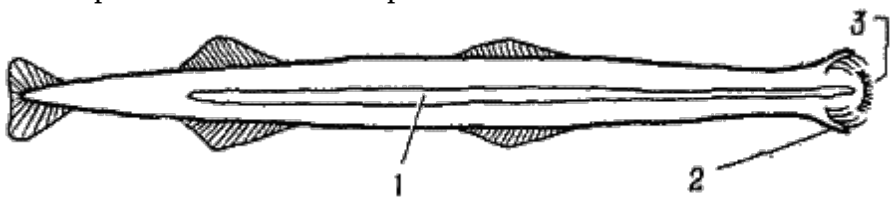
волны, которые могут воздействовать на органы боковой линии другой рыбы. Такие движения заставляют самца-соперника удалиться, а для самки служат призывным сигналом. Описанные выше действия рыбы эквивалентны песне птиц, которая выполняет двойную биологическую функцию: отгоняет самцов и привлекает самок.

Почти так же, как цихлиды, ухаживают за самкой тритоны. Просыпаясь весной после зимней спячки, они направляются к водоемам, где их кожа приобретает более яркую окраску. Обряд ухаживания рассчитан на зрительный эффект, но, кроме того, самец тычется мордочкой в бока самки и бьет хвостом, воздействуя на органы контактного и «дистантного» осязания самки, чтобы стимулировать выметывание икры.

О значении этих органов осязания или вибрации мы можем только догадываться; с другой стороны, нет никаких сомнений, что некоторые животные чувствительны к вибрациям. При экспериментальном исследовании функций вибрисс и органов боковой линии труднее всего бывает доказать, что любое из упомянутых выше животных использует для пространственной ориентации именно вибриссы или органы боковой линии, а не глаза или уши. Тем не менее известно одно примитивное морское животное, которое обладает «дистантным осязанием»; это сагитта, или морская стрелка. Большинство видов сагитт живет у поверхности воды, но некоторых из них можно обнаружить на больших глубинах или у берега. Эти животные невероятно многочисленны: где бы мы ни зачерпнули морской воды, в ней почти всегда будут находиться сагитты, хотя их и нелегко заметить. Трубкообразное тельце животного, длиной от 2 до 10 см, совершенно прозрачно, если не считать пары крошечных черных глаз. Сагитту легче всего обнаружить, когда ее кишечник заполнен пищей; однако для того, чтобы рассмотреть этих животных как следует, их нужно отнести в лабораторию и покрасить специальными красителями. Тело сагитты можно разделить на три части: короткую головку с крючковидными челюстями, длинное цилиндрическое тельце с двумя парами плавников и короткий хвост, оканчивающийся веслообразным плавником.

Сагитта — один из главных пожирателей планктона, т. е. массы крошечных плавающих в поверхностном слое моря организмов, таких, например, как диатомовые водоросли, ракообразные и мальки рыб. Они пассивно плавают в воде, а затем устремляются к какому-нибудь проплывающему мимо небольшому животному, передвигаясь за счет быстрых и резких движений своего хвоста. Сагитта хватает жертву челюстями и

обездвиживает ее с помощью клейкой жидкости, выделяющейся изо рта. Сагитты нападают даже на мальков сельди, которые крупнее их по размерам. Хищник обнаруживает свою жертву с помощью расположенных вокруг его головы тоненьких волосков, чувствительных к вибрациям воды (фиг. 31). Если в аквариуме около плавающей сагитты опустить тонкую вибрирующую палочку, сагитта будет на нее нападать. Сначала она изгибает тело по направлению к источнику вибрации, а затем набрасывается на него и хватает челюстями; поведение сагитты отчетливо показывает, что она способна правильно определять нужное направление путем сравнения силы колебаний, воздействующих на правую и левую стороны ее тела. Сагитты нападают на источник вибраций, частота которых составляет 9… 20 Гц; однако, если этот источник находится слишком близко и создает очень сильные колебания, соответствующие движениям большого и, вероятно, опасного животного, сагитты уплывают от него в противоположном направлении.



Фиг. 31. Сагитта (в переводе означает «стрелка»; такое название очень удачно отражает форму ее тела) способна воспринимать колебания окружающей ее водной среды

Обнаружив какое-либо мелкое животное по колебаниям воды, сагитта бросается на свою жертву и хватает ее челюстями. 1 — кишечник; 2 — челюсти; 3 — щетинки.

Дождевые черви также очень чувствительны к вибрациям. По ночам они выползают на поверхность земли; здесь они спариваются, здесь же разыскивают свою пищу — гниющие листья; почувствовав малейшие колебания почвы, они тут же прячутся в свои норки. Однако их смертельный враг, крот, заставляет их в панике выползать наверх. Когда рядом с вами на поверхность выбрасывается кучка свежей земли (верный признак того, что внизу охотится крот), вы можете увидеть, как черви, извиваясь, выбираются наружу, почти выпрыгивают в воздух в неистовой попытке спастись от крота. Один или два червяка внезапно втягиваются обратно, а те, кому повезло, не снижая скорости, продолжают «удирать», удаляясь метра на три, а то и

больше. Подобную картину можно наблюдать, если воткнуть в землю палку и пошевелить ею под землей, но это всего лишь слабая имитация подземной деятельности крота, а поэтому выползающие на поверхность черви не будут проявлять такой паники, какую вызывает у них крот.

Жуки-вертячки живут на поверхности воды различных водоемов, где их можно видеть в огромных количествах; они стремительно носятся туда и сюда, но при этом никогда не сталкиваются друг с другом. Антенны каждой вертячки слегка касаются поверхности воды, и распространяющиеся по воде колебания стимулируют механорецепторы, расположенные у оснований этих антенн. Сравнивая силу раздражения каждой антенны, вертячка может воспринимать движения своих собратьев, а также барахтанье попавших в воду других насекомых, которыми питаются вертячки.

Пауки используют паутину, для того чтобы с помощью ее колебаний обнаруживать попавшую в сеть добычу. Паутина выполняет две важные функции: она удерживает добычу до тех пор, пока паук ее не схватит; кроме того — и это, пожалуй, главная ее функция — она служит своеобразным удлинителем тела паука, стимулирующим сенсорные органы вибрации, которые расположены у основания каждой ноги. Спрятавшись в укромном месте, паук воспринимает низкочастотные колебания, создаваемые жертвой, которая пытается выбраться из его сетей. Чаще всего можно встретить колесовидную сеть садового паука-крестовика, которую так хорошо видно в молодом лесу после утренней росы. Иногда можно увидеть паука, сидящего в центре паутины; однако гораздо чаще он прячется под каким-нибудь листочком на краю своей сети. Столь же знакома нам и паутина домового паука, имеющая корытообразную форму и висящая обычно где-нибудь в углу или в щели. В определенном месте от этого корытца отходит шелковая ниточка, которая ведет вниз, к щели. Здесь затаился паук, готовый в любой момент выскочить из своего укрытия и поймать насекомое, попавшееся в сети.

Можно выманить паука из его укрытия, если постучать стебельком травы по краешку паутины. Паук тотчас выскакивает и бежит к центру паутины, а затем поворачивается к источнику вибрации и подбегает к нему — увы, лишь только для того, чтобы узнать, как его одурачили. Вначале паук реагирует на вибрации, но окончательно он распознает свою добычу с помощью зрения и обоняния; известно, что неодушевленные объекты он вырезает из паутины и они падают вниз. Пауки нападают не на всякий источник вибрации, их интересуют только вибрации определенного диапазона частот.

Более пятидесяти лет назад американский натуралист У. Т. Бэрроуз изучал поведение пауков, живших на веранде его дома. Эти пауки плели круговую паутину. Прикрепив тонкую щетинку к язычку электрического звонка, он получил регулируемый вибратор, который использовал для того, чтобы выяснить, как реагирует паук на колебания паутины различной частоты. Большие пауки отзывались на колебания с частотой 24…300 Гц; именно с такой частотой бьют крыльями некоторые насекомые, например комнатные мухи, попав в сеть. Пауки меньшего размера, как выяснилось, чувствительны к колебаниям более высоких частот (от 100 до 500 Гц), т. е. к более частым движениям крыльев насекомых, меньших по размеру. Другой американский исследователь изучал домовых пауков на спортивной площадке университета. Ему удавалось выманить пауков из укрытий, если паутина колебалась с частотой 400…700 Гц. При больших частотах, однако, пауки проявляли беспокойство и убегали в свое укрытие или даже прыгали на землю. Пока еще не понятно, почему высокочастотные вибрации и даже хлопанье в ладоши пугают пауков. Вероятно, все эти вибрации сигнализируют об опасности; однако трудно представить себе, чтобы кто-либо из врагов паука создавал такие колебания.

ГЛАВА 10
Тепло, холод и комфорт

Температурная рецепция отличается от всех других чувств несколькими особенностями. Мы осознаем лишь резкие отклонения температуры, которые ощущаем как жару или холод; но тем не менее человеческий организм реагирует на температуру все время. Количество тепла, которое мы получаем из внешней среды или отдаем в нее, постоянно уравновешивается за счет мышечной активности, дрожи или потоотделения. В итоге температура тела человека поддерживается на постоянном уровне: приблизительно 36,9 °С. Если эта температура повышается — при заболеваниях или при физической нагрузке, — человек потеет, т. е. его кожа покрывается слоем жидкости, которая, испаряясь, охлаждает организм. Если же температура тела понижается, например на сквозняке, человек начинает дрожать: мышцы быстро сокращаются и расслабляются, чтобы увеличить теплопродукцию.

Животных, способных за счет физиологических процессов регулировать температуру своего тела, так что ее изменения остаются в очень узких пределах, называют *теплокровными.* К ним относятся только млекопитающие и птицы. Все остальные животные относятся к *холоднокровным:* температура их тела изменяется в зависимости от температуры окружающей среды. Термины «теплокровные» и «холоднокровные» нельзя считать удачными: у млекопитающих во время зимней спячки кровь становится совершенно холодной, а у насекомых и пресмыкающихся, живущих в тропиках, она бывает сравнительно теплой. Поэтому ученые предпочитают называть животных, способных к терморегуляции, *гомойотермными,* а животных, не способных к такой регуляции, *пойкилотермными.* Однако при этом нужно иметь в виду следующее обстоятельство: опыты, свидетельствующие о том, что температура тела пойкилотермных животных повышается или понижается в соответствии с температурой внешней среды, проводились в лабораторных условиях на животных, живущих в неволе. Поведение этих животных в естественных условиях не было принято во внимание, а между тем в природе некоторые пойкилотермные животные могут в значительной степени регулировать температуру своего тела.

Именно постоянство температуры тела приводит к тому, что температурное чувство отличается от всех остальных чувств.

Характерная особенность других сенсорных органов состоит в том, что они не дают реакции при отсутствии раздражения, поступающего из окружающей среды, а сила их реакции зависит от энергии воздействующих на них раздражителей, возрастая пропорционально усилению раздражений. Так, при отсутствии света мы не видим ничего, а по мере возрастания освещенности, например на рассвете, мы начинаем видеть все более яркий свет. То же самое относится и к звуку: либо мы не слышим ничего, либо слышим звуки различной силы. Иначе обстоит дело с температурой: окружающая среда всегда имеет какую-то определенную температуру, и поэтому терморецепторы не отсчитывают температуру от нуля, а сравнивают ее с нормальной температурой тела. Вследствие этого мы говорим о двух видах температурных ощущений: все, что имеет температуру ниже нормальной температуры тела, кажется нам холодным или прохладным; все, что имеет более высокую температуру — горячим или теплым. Холод и тепло — понятия относительные: если подержать руку в воде со льдом, а потом опустить ее в холодную воду из-под крана, эта вода покажется нам теплой; однако та же самая вода покажется холодной, если предварительно подержать руку в горячей воде.

Все это вряд ли облегчает изучение температурного чувства. Рассмотрим следующий простой эксперимент. Подержите один палец в горячей воде, а другой — в холодной, а затем опустите оба пальца в теплую воду. Первый палец ощутит холод, а второй — тепло. Спустя некоторое время пальцы привыкнут к новой температуре и не будут чувствовать ни тепла, ни холода. Отсюда можно сделать вывод, что органы температурного чувства в отличие от глаз или ушей реагируют не на абсолютную величину стимулов, а на скорость перехода от тепла к холоду и наоборот. Когда терморецепторы адаптируются к определенной температуре, они как бы устанавливаются на новую «нулевую точку», которая и служит точкой отсчета для всех дальнейших изменений температуры. Однако здесь имеется некое осложнение. Прижмите к коже холодный предмет, а затем уберите его. Ощущение прохлады сохранится в течение некоторого времени, хотя кожа, вероятно, уже успела вновь согреться. Это явление до сих пор еще не удалось объяснить.

В сущности мы не вправе говорить об *органах* температурного чувства, поскольку температуру, как правило, воспринимают находящиеся в тканях тела простые рецепторы, не имеющие никаких вспомогательных структур. Поэтому находить и изучать терморецепторы достаточно трудно; тем не менее в ряде электрофизиологических исследований было показано, что

существует два вида терморецепторов: тепловые и холодовые. Эти данные помогают объяснить некоторые особенности температурного чувства, которые мы описали выше. Число нервных импульсов, генерируемых этими рецепторами, не пропорционально силе раздражения, как это имеет место, например, в рецепторах уха. Реакция терморецепторов зависит от скорости изменения температуры, а при постоянной температуре поток нервных импульсов, идущих от терморецепторов, остается неизменным.

Мы до сих пор не знаем, каким образом в нервной системе импульсы, идущие от этих двух (а может быть, и от каких-нибудь еще) типов рецепторов, взаимодействуют, создавая у нас так хорошо знакомое «ощущение температуры»; однако, хотя физиологические основы температурного чувства еще не очень ясны, мы вполне можем обсудить, какое влияние оказывает температура на жизнь человека и животных. Напомним еще раз, что температурное чувство отличается от всех остальных чувств. Оно служит животным для обеспечения благополучия и комфорта, а не для ориентации или обнаружения пищи, врагов и особей противоположного пола; исключение составляют лишь немногие животные — сорные куры, клопы и змеи, о которых пойдет речь в конце этой главы. У всех остальных животных это чувство направлено главным образом внутрь организма: с его помощью животное оценивает не столько внешнюю, сколько внутреннюю среду. Температурное чувство почти всегда служит одной цели — постоянно поддерживать оптимальную температуру тела животного, которая регулируется либо с помощью таких процессов, как потоотделение или дрожь, либо в результате активного поведения животного, например перемещения в тень или на солнцепек.

Тщательность, с которой температура тела поддерживается на постоянном уровне, свидетельствует о том, какое важное значение для нормальной жизнедеятельности организма имеет определенная температура тела. Ведь не случайно постановка диагноза начинается именно с измерения температуры, и уже небольшое ее повышение служит признаком заболевания. Вместе с тем установлено, что выделение пота и появление дрожи не зависит непосредственно от температуры кожи или рта [4]; главным фактором в данном случае является температура внутри организма. Истинный центр терморегуляции находится в головном мозге, в области гипоталамуса; он действует наподобие термостата; если через гипоталамус протекает слишком теплая кровь, он «включает» систему понижения температуры крови: кровеносные сосуды кожи расширяются и через них протекает

больше крови, несущей тепло из глубоко лежащих областей тела, а выделение и испарение пота способствует тому, что кожа отдает это тепло окружающему воздуху. После того как кровь достаточно охладится, эти процессы прекращаются.

Однако, когда становится слишком тепло или слишком холодно, эти механизмы не могут обеспечить поддержания постоянной температуры тела. В таких условиях необходимо принимать какие-то дополнительные меры, пока не отказал физиологический механизм терморегуляции. Даже если отклонения температуры внешней среды не слишком велики, эти дополнительные действия помогают сэкономить энергию, которая расходуется при дрожании, или сберечь воду, которую организм теряет в виде пота. Человек может легче или теплее одеваться, создавая разную степень изоляции тела от окружающего воздуха, или перебираться в более подходящее место; животные делают то же самое — конечно, в пределах своих возможностей.

Домашняя кошка, к примеру, стала символом комфорта. Она отдыхает и спит нисколько не больше, чем собака, но при этом выглядит всегда гораздо более расслабленной и чувствует себя, по-видимому, куда более уютно. Один немецкий исследователь проанализировал, какие позы принимала его кошка во время сна и как они были связаны с температурой воздуха и местом, которое выбирала себе кошка. Естественно, что некоторые его наблюдения были совершенно тривиальны: например, кошка выбирает теплые местечки и любит спать перед камином; она предпочитает лежать на подушках, которые сохраняют тепло, а не на голом полу из керамических плиток. Вместе с тем, проведя 392 наблюдения, этот исследователь обнаружил, что поза спящей кошки зависит от температуры окружающего воздуха. Если в комнате холодно, кошка свертывается «в клубочек». Вряд ли нужно подробно описывать эту позу: кошка прячет голову и лапы, прижимая их к животу, а снаружи прикрывает их хвостом. Когда становится теплее, кошка слегка распрямляется, и тогда ее тело образует дугу примерно в 270°; при дальнейшем повышении температуры воздуха тело спящей кошки распрямляется уже до полукольца, и в конце концов она вытягивается по прямой линии. Как это ни удивительно, но небольшое повышение температуры заставляет кошку снова слегка свернуться; однако до сих пор никто не сумел объяснить, почему это происходит.

Когда спящая в теплой комнате кошка меняет позу, она, так сказать, обеспечивает себе комфорт. Однако в жизни многих других животных температура окружающего их воздуха, подверженная значительным колебаниям, играет исключительно важную роль. Многие животные с наступлением неблагоприятных

условий на долгое время впадают в спячку; при этом все жизненные процессы в их организме замедляются или приостанавливаются. «Спячка» — не совсем правильный термин, хотя обозначаемое им состояние во многом напоминает обычный сон: например, у животных понижается частота дыхания и частота сердечных сокращений. Термостат в гипоталамусе переходит на такой режим работы, что температура тела падает до весьма низкого уровня и происходящие в организме процессы, например пищеварение, значительно замедляются. В таком состоянии животное может прожить без пищи в течение долгого времени.

В теплых странах в жаркое время года животным может недоставать пищи. Растительность высыхает, и многие животные впадают в состояние так называемой летней спячки (эстивации). В северных областях голодные дни наступают зимой, и в это время у животных наступает состояние гибернации. Строго говоря, слово «гибернация» можно применять только для обозначения зимней спячки животных, однако теперь этим термином стали называть состояние длительного сна любого происхождения. В последние годы мы узнали много нового о физиологических механизмах гибернации, в частности о том, какие условия внешней среды вызывают это состояние и каким образом животное выживает при низкой температуре тела. Чем глубже изучали проблему гибернации, тем более сложным оказывалось это явление. Раньше считалось, что животные впадают в спячку осенью и не просыпаются до весны, но теперь стало известно, что зимой в оттепель они нередко просыпаются на несколько дней и выходят из своих зимних убежищ в поисках пищи. Даже соня, которую Л. Кэррол изобразил как самое сонливое животное, зимой ненадолго просыпается, чтобы поесть; и летучие мыши во время оттепелей выбираются из укрытий, чтобы поохотиться за насекомыми, которые тоже просыпаются в это время.

Основное значение гибернации заключается в том, что она позволяет животному пережить голодное время года. Некоторые мелкие животные, например мыши и белки, живут зимой за счет заготовленных летом запасов корма, а животные, впадающие в спячку, запасают питательные вещества в своем организме в виде жира. При пониженной температуре тела, когда интенсивность процессов обмена в организме животного снижается, этот жир расходуется очень медленно. Температура тела животного во время спячки должна оставаться постоянной и не снижаться слишком сильно. При чрезмерном понижении температуры тела в организме животного «сгорает» дополнительное количество питательных веществ, необходимое для восстановления этой

температуры до уровня, обеспечивающего выживание. Теперь мы знаем, что животные, которые всю зиму спят в своих укрытиях, на самом деле изолированы от внешнего мира далеко не полностью и не вполне защищены от его воздействий. Многие из этих животных не доживают до весны, поскольку, пытаясь сохранить тепло, они слишком быстро расходуют свои резервы.

Уже несколько столетий назад ученые знали, что у некоторых животных имеется слой жира не белого, а бурого цвета. Слой такого жира был обнаружен у многих зимнеспящих животных, поэтому его стали называть гибернационной железой, хотя точное назначение его никому не было известно. В дальнейшем бурый жир был обнаружен у новорожденных животных и младенцев, у которых он располагается вокруг шеи, между лопатками и вдоль позвоночника. Как выяснилось, клетки бурого жира содержат гораздо больше жировых капелек, чем клетки белого жира; кроме того, эти клетки могут гораздо быстрее «сжигать» свой жир и соответственно быстрее выделять необходимое тепло. Когда температура крови понижается, гипоталамус посылает сигналы в бурую жировую ткань, и в ней вырабатывается тепло, которое разносится кровью по всему телу. Дети и новорожденные животные не способны поддерживать нужную температуру тела за счет мышечной дрожи, и бурый жир служит им чем-то вроде внутренней грелки.

Как правило, бурый жир с возрастом исчезает, однако в организме некоторых животных он сохраняется на всю жизнь. Долгое время было непонятно, каким образом домовые мыши выживают зимой в неотапливаемых складах, но теперь мы знаем, что они, подобно животным, впадающим в спячку, в течение всей своей жизни способны накапливать и расходовать бурый жир. С наступлением зимних холодов бурый жир согревает животное, поддерживая температуру его тела на постоянном уровне. Весной термостат «переключается» на новый режим работы, при котором в течение короткого времени сгорают большие количества жира; температура животного быстро достигает нормального уровня, и оно пробуждается.

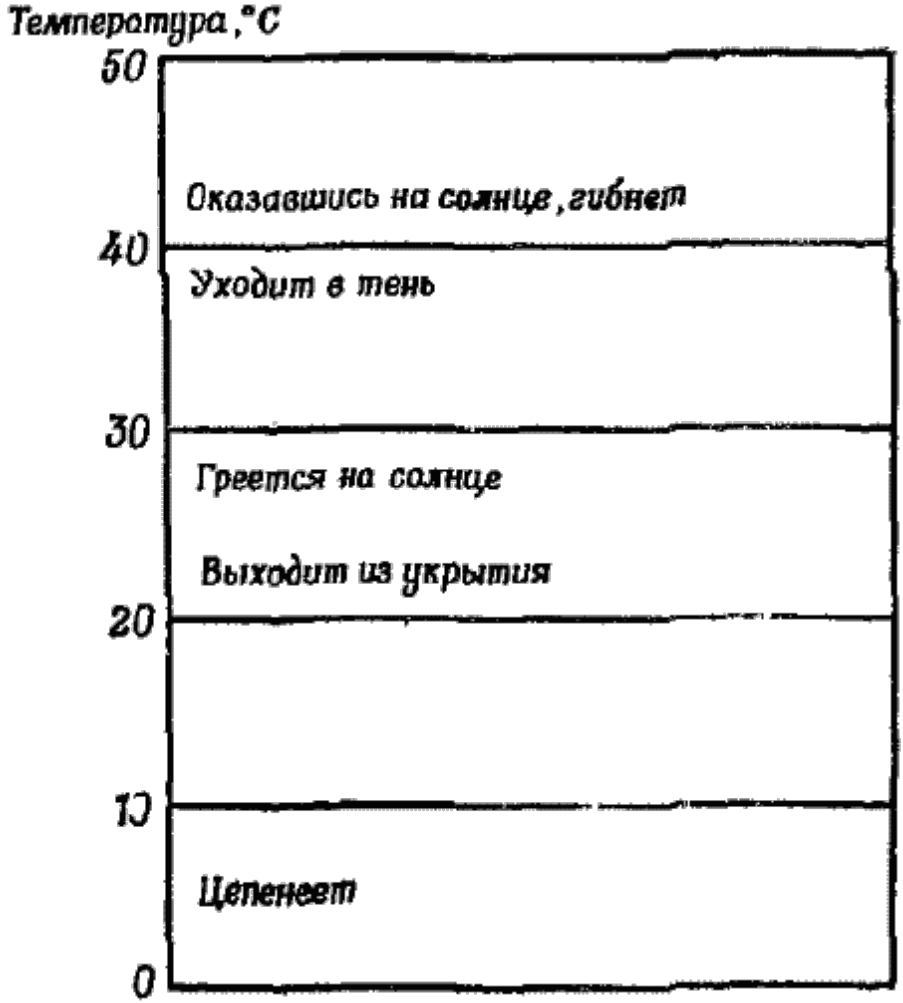
Хотя эти свойства бурого жира и спасают животных от замерзания, полностью полагаться на него животное не может, так как температура окружающей среды может стать слишком низкой. Одни животные, например ежи, спасаются от холода за счет теплоизоляции своих нор, а другие, подобно летучим мышам, при значительном снижении температуры пробуждаются и подыскивают для сна более теплое место. Подковоносые летучие мыши живут в пещерах; в течение всей зимы они перемещаются по своей пещере или даже перелетают из одной

пещеры в другую в поисках достаточно теплого места; там они прицепляются к своду пещеры и засыпают. Иногда, чтобы лучше сохранить тепло, они сбиваются в кучу.

Поведение кошек и летучих мышей при резких изменениях температуры существенно отличается от поведения животных, которое мы рассматривали при описании других чувств, когда животные реагировали на внешние раздражители (как кенгуровая крыса, убегающая от совы, или лягушка, которая прыгает к воде). В данном же случае они реагируют на изменения внутренней среды организма, пытаясь их компенсировать.

Пойкилотермные животные способны до некоторой степени регулировать температуру тела за счет изменений поведения. В простейшем случае это означает, что животное выбирается на солнышко погреться, если ему стало холодно, или прячется в тень, когда ему становится слишком жарко, а у некоторых обитающих в пустыне пресмыкающихся выработался строгий суточный ритм активности, который помогает им избежать характерных для пустыни чрезмерно резких колебаний температуры: холода ночей и палящего зноя полуденного солнца (фиг. 32). Это хороший пример взаимодействия животного с окружающей средой, в результате которого животное оказывается в оптимальных для себя условиях. Обитающие в пустыне ящерицы на ночь забираются в разного рода щели и трещины или под камни, а иногда зарываются в песок. Когда встает солнце и земля начинает постепенно согреваться, ящерица, почти оцепеневшая от холода, медленно отогревается и выползает на солнышко. Она подставляет солнечным лучам возможно большую часть поверхности тела, чтобы уловить максимальное количество тепла. — Температура тела ящерицы возрастает, пока не достигнет температуры тела активных гомойотермных животных, т. е. приблизительно 37 °С. Теперь ящерица готова вести обычную дневную жизнь: разыскивать пищу или партнера для спаривания, а если понадобится, защищать свою территорию. Когда солнце поднимается еще выше, камни и песок сильно нагреваются, и ящерица, чтобы избежать перегрева, приподнимает свое тело над землей. Еще позже, в полдень, ящерица скрывается в своем убежище под камнем или прячется в тени скудных пустынных растений. Во второй половине дня она снова выбирается наружу и, если ей не приходится двигаться, принимает такую позу, чтобы лишь небольшая часть поверхности ее тела была обращена к солнцу и поглощала тепло. До конца дня температура тела ящерицы поддерживается на достаточно высоком уровне благодаря тому, что животное прижимается к земле, сохраняющей тепло дольше, чем воздух, и продолжает активно

двигаться. Однако в конце концов ей приходится забраться в убежище, надежно защищающее ее от врагов, от которых она не может убежать, и от потери тепла за счет излучения его в окружающую среду.



Фиг. 32. Влияние температуры воздуха на активность живущей в пустыне ящерицы

Ночью температура понижается, и от холода ящерица впадает в оцепенение. Когда восходит солнце, тело ящерицы согревается и она выползает на солнцепек. Окончательно согревшись, она становится активной и добывает себе пищу, а затем, когда солнце начинает припекать слишком сильно, прячется в тень, причем в тени активность ее сохраняется. Во второй половине дня поведение ящерицы изменяется в обратном порядке.

Используемый ящерицами способ терморегуляции в общем достаточно эффективен. Однако пресмыкающиеся и другие пойкилотермные животные, лишенные способности сохранять тепло, подобно гомойотермным животным, за счет теплопродукции собственного организма, могут жить далеко не везде. Крупные пресмыкающиеся потому так редки за пределами тропиков, что в условиях холодного климата им пришлось бы слишком долго согреваться по утрам, и чаще всего они погибали бы, не успев согреться.

По той же причине в относительно холодных областях земного шара не встретишь крупных насекомых. Насекомые используют примерно такие же способы терморегуляции, как и пресмыкающиеся: прячутся при слишком сильной жаре или холоде и греются на солнце, прежде чем отправиться в полет. Однако некоторые насекомые способны повышать температуру своего тела за счет мышечной деятельности, например быстрых движений крыльев (нечто вроде разминки у спортсменов, которые перед выступлением проделывают ряд упражнений, чтобы согреться). Известно, что некоторые бабочки не в состоянии летать, пока температура их тела не достигнет 32…35 °С. Жужелицы даже по-настоящему дрожат, ритмически сокращая летательные мышцы, но не производя никаких движений крыльями; однако эта дрожь отличается от дрожи гомойотермных животных в том отношении, что у последних она служит не для повышения температуры тела, а для поддержания ее на постоянном уровне.

У общественных насекомых — пчел, ос, муравьев и термитов — в процессе эволюции выработалась способность регулировать температуру путем коллективных действий; они могут поддерживать температуру в своих гнездах на сравнительно постоянном уровне, во многих случаях лишь с очень небольшими колебаниями. Муравьи затыкают землей входы в муравейник, когда воздух снаружи становится слишком холодным или слишком горячим, а пчелы прикрывают леток улья своими телами, образуя живую пробку. В летнее время температура в улье поддерживается на уровне 34…35 °С. Эта температура может быть выше температуры окружающего воздуха за счет тепла, которое излучают тельца находящихся в улье пчел. Если в улье становится слишком жарко, несколько рабочих пчел становятся у летка, повернувшись к нему брюшком, и начинают махать крыльями. Горячий воздух выкачивается наружу, а более прохладный просачивается в улей сквозь щели в его стенках. Если же температура внутри улья продолжает возрастать, пчелы

приносят воду и разбрызгивают ее по верхней части сотов. Вода испаряется и охлаждает окружающий воздух, который опускается по сотам вниз. В зимнее время температура в улье периодически изменяется. Как только температура падает до 13,5 °С, пчелы начинают активно двигаться; когда воздух в улье согревается до 25,5 °С, активность пчел ослабевает и улей вновь начинает охлаждаться. Если же в течение долгого времени стоит очень холодная погода, пчелы, пытаясь сохранить тепло, могут съесть все запасы меда и погибнуть.

Постоянство температуры тела имеет существенное значение для развития потомства у многих животных, особенно гомойотермных. Если куриные яйца охладятся, из них уже никогда не вылупятся цыплята, поскольку зародыши погибнут. Общеизвестно, что птицы сидят на яйцах, чтобы они не остыли, но насиживание не сводится к одному лишь сидению на яйцах. За температурой яиц необходимо следить очень тщательно. Незадолго до кладки яиц птицы выщипывают перья у себя на грудке, в области так называемого наседного пятна. Именно этот, теперь уже обнаженный участок кожи, очень богатый кровеносными сосудами и потому особенно теплый, соприкасается с яйцами. Птицы периодически переворачивают яйца, которые благодаря этому нагреваются равномерно и сохраняют температуру, приблизительно равную температуре тела сидящей на яйцах птицы. Конечно, птица при этом не измеряет температуру яиц. Однако, судя по наблюдениям, в плохую погоду птицы проводят на яйцах больше времени и очень неохотно улетают, если их потревожат. В тропических странах, напротив, иногда возникает необходимость предотвратить перегревание яиц; в этом случае родители встают над гнездом, загораживая яйца от солнца. Египетские ржанки даже поливают свои яйца водой. Они откладывают их на голую землю, а в дневное время зарывают в песок, чтобы уберечь от солнечных лучей. Если песок становится слишком горячим, родители приносят воду из соседней реки или пруда и отрыгивают ее на песок, в который зарыты яйца.

Каким бы удивительным ни было поведение египетской ржанки, оно не может сравниться со сложным гнездовым поведением австралийских глазчатых кур. Последние идут на невероятные ухищрения, чтобы вывести своих птенцов, хотя совершенно непонятно, почему бы им не высиживать яйца обычным способом. Эти птицы принадлежат к семейству сорных кур, или большеногов (буквальный перевод латинского названия семейства — Megapodiidae); они живут в зарослях кустарников во внутренних засушливых районах Австралии. Большинство птиц

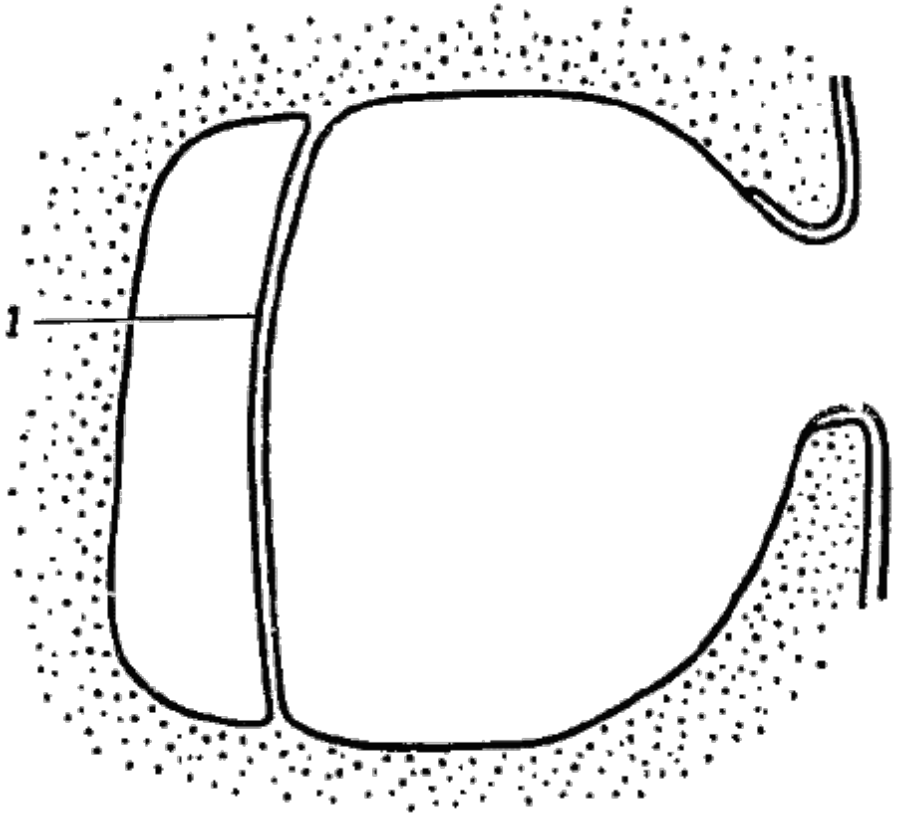
этого семейства зарывают яйца в землю, которая согревает их своим естественным теплом. Джунглевая курица, например, откладывает яйца в ямки, наполненные песком. Солнце нагревает песок, и таким образом поддерживается необходимая для яиц температура. На Соломоновых островах и на острове Новая Британия джунглевые куры кладут яйца в землю, которая подогревается вулканическим паром. Некоторые джунглевые куры строят из прелой листвы своеобразные холмики и откладывают в них яйца. При гниении листьев холмик разогревается изнутри, подобно куче скошенной травы.

Глазчатые куры зашли еще дальше: они буквально регулируют температуру гнездового холма. В засушливых областях, где живут эти птицы, не бывает прелой листвы, и поэтому глазчатые куры приготавливают ее сами. Самец роет большую яму, диаметром до 4…5 м и глубиной около метра, и наполняет ее опавшими листьями, веточками и другими растительными остатками, которые он собирает вокруг гнезда в радиусе до 50 м. После того как дождь намочит эту груду мусора, самец засыпает ее песком, и в яме начинается процесс гниения. Весной он заманивает самок к своей компостной куче и спаривается с ними. Самки откладывают яйца в эту кучу и удаляются, предоставляя самцу заботиться о яйцах в течение невероятно долгого инкубационного периода, продолжающегося 11 мес [5]. На протяжении всего этого времени самец глазчатой курицы целиком занят регулированием температуры гнезда.

В начале инкубационного периода гниение происходит быстро и внутри кучи бывает достаточно тепло, но затем процесс гниения замедляется. Самцу приходится по мере надобности перестраивать кучу таким образом, чтобы тепло либо рассеивалось, либо концентрировалось внутри нее и чтобы температура яиц поддерживалась на уровне около 33,5 °C. Птица определяет температуру песка и гниющих растений, набирая пробы почвы в клюв, где находятся терморецепторы. Когда гниение идет интенсивно, самец глазчатой курицы старается снизить температуру в гнезде: он разбрасывает в стороны верхний слой гнездового материала, давая выход теплу. Когда солнце печет очень сильно и возникает опасность перегрева яиц, он нагребает на гнездо слой песка, который играет роль изолирующей прокладки. Осенью солнце греет слабее, ферментация замедляется, и в дневное время самцу приходится выбрасывать из гнезда песок, чтобы солнечные лучи проникали к яйцам. Тем временем самец перемешивает разбросанный песок, который благодаря этому как следует прогревается, а на ночь птица снова засыпает гнездо этим теплым песком. Это лишь

самое общее описание поведения самца глазчатой курицы. До тех пор пока птенцы не вылупятся из яиц и не выберутся на поверхность, он непрерывно занят определением температуры песка и гниющих растений и соответствующими перестройками гнездовой кучи.

В отличие от других животных, о которых мы говорили раньше, глазчатая курица изменяет среду, в которой развивается ее потомство, а не среду собственного организма. Тем не менее и в этом случае для терморегуляции используется температурное чувство, а терморецепторы действуют как контактные рецепторы. Однако есть и такие животные, которые используют свои терморецепторы в качестве дистантных рецепторов для получения информации об объектах, удаленных от них на значительное расстояние. Именно так обнаруживают тепло, излучаемое телами их будущих хозяев, кровососущие животные. Оказалось, что клопы на расстоянии 15 см способны обнаружить объекты, имеющие температуру теплокровных животных. По мере того как клоп приближается к такому объекту, его антенны поворачиваются до тех пор, пока обе они не будут направлены прямо на объект. После этого клоп поворачивает все тело в ту сторону, куда повернуты антенны, и направляется к теплому объекту, следуя «указаниям» антенн. В антеннах клопа имеются простые температурные рецепторы; его движение к теплому объекту носит характер таксиса. А у некоторых змей терморецепторы сгруппированы, образуя специальный орган, благодаря которому температурное чувство дает этим змеям гораздо больше информации об окружающей среде, чем любым другим животным.



Фиг. 33. Схема строения «лицевой» ямки ямкоголовой змеи

Расположенные в мембране рецепторы чувствительны к теплу, проникающему сквозь узкое отверстие. Змея получает некоторое представление о том, в каком направлении находится теплый или холодный объект, благодаря «тепловой тени», которую отбрасывают на мембрану нависающие над ней края отверстия. 1 — мембрана с рецепторами.

Семейство ямкоголовых змей, к которому принадлежат такие ядовитые виды, как мокасиновая змея и гремучая змея, получило свое название благодаря двум «лицевым» ямкам, расположенным на передней части головы между глазами и ноздрями. Каждая ямка (фиг. 33) представляет собой полость глубиной около 6 мм, которая открывается наружу отверстием диаметром около 3 мм. На дне этой полости натянута тонкая мембрана, содержащая множество терморецепторов: от 500 до 1500 на 1 мм^2. Таким образом, лицевая ямка в некотором смысле напоминает простой глаз: можно провести определенную аналогию между этой

мембраной с рецепторами и сетчаткой. Этот орган способен определять, в каком направлении находится теплый объект, поскольку нависающие края ямки отбрасывают на мембрану «тепловую тень». «Поля зрения» обеих ямок перекрываются, благодаря чему создается своеобразный эквивалент стереоскопического зрения, позволяющий змее определять расстояние до объекта.

Терморецепторы змеи обладают чрезвычайно высокой чувствительностью: они реагируют на изменения температуры в 0,002 °С и позволяют змее обнаруживать объекты, температура которых всего лишь на 0,1 °С выше или ниже температуры окружающей среды. Гремучие змеи, например, на расстоянии 25…30 см могут обнаруживать тепло, исходящее от руки человека. Наличие органов температурного чувства имеет большое значение для тех животных, которые охотятся по ночам за теплокровной добычей. Они выслеживают свою жертву по запаху, но в момент нападения руководствуются сигналами, поступающими от лицевых ямок.

ГЛАВА 11
Электрический ток и магнитные поля

О том, что некоторые рыбы могут генерировать электрический ток, было известно еще древним грекам, хотя они и не знали, что то шоковое оцепенение, которое вызывали у рыбаков электрические скаты, было связано с действием электричества. Они полагали, что рыба выделяет из своих кровеносных сосудов какое-то ядовитое вещество, которое замораживает кровь любого, кто к ней прикоснется. Также издревле был известен электрический сом, обитающий в реках и озерах тропической Африки. В Египте его называют «ра-аш», что созвучно арабскому слову «ра-ад», означающему в переводе «гром». Начиная с XI столетия арабы используют его в народной медицине (своего рода электротерапия): они прикладывают живых сомов к различным частям тела для снятия всякого рода болей. Римляне подобным же образом использовали электрических скатов при лечении подагры и головной боли.

Эти рыбы, как и обитающие в Южной Америке электрические угри, обладают особыми органами, которые способны производить мощный электрический разряд. С помощью своего электрического органа, состоящего из видоизмененных мышечных волокон, электрический сом может производить разряд напряжением до 650 В. Сокращение обычных мышц начинается с небольших электрических разрядов, называемых *потенциалами действия,* которые распространяются по поверхности мышечного волокна точно так же, как рецепторный потенциал распространяется по рецептору. В процессе эволюции в электрическом органе рыб была утрачена способность мышц к сокращению, а потенциалы действия, напротив, очень сильно возросли. Волокна электрического органа не похожи на тонкие мышечные волокна, а напоминают пластины, расположенные наподобие элементов в аккумуляторной батарее. Как и в любой батарее, отдельные заряды пластин суммируются и производят один сильный разряд. Потенциал действия каждой пластины достигает всего лишь 0,1 В; однако в электрическом органе угря могут быть одновременно возбуждены тысячи таких пластин, и тогда производимый ими разряд достигает огромной силы.

Электрические рыбы, о которых мы только что говорили, используют мощный электрический разряд для оглушения

жертвы. Вместе с тем есть рыбы, генерирующие гораздо более слабые токи — настолько слабые, что они не в состоянии обездвижить жертву; во многих случаях эти токи можно зарегистрировать лишь с помощью приборов. Почти у всех скатов электрические органы располагаются в области хвоста; электрический скат отличается от всех остальных тем, что производит особенно сильный разряд. К электрическим рыбам принадлежат также звездочет, обитающий у берегов Северной Америки, клюворылые рыбы Африки, например слонорыл, а также гимнотовидные рыбы, к которым относится ножетелка и электрический угорь, — обитатели Южной Америки. Биологическое значение слабых токов, производимых этими рыбами, долгое время оставалось загадкой; теперь предполагают, что рыбы могут воспринимать искажение образующегося вокруг их тел электрического поля и таким образом обнаруживать препятствия или добычу.

Уже более ста лет известно, что электрические органы есть у нильской щуки — рыбы необычного вида, вдоль всей спины которой проходит постоянно колеблющийся плавник. В 1951 году Г. У. Лиссман тщательно исследовал поведение этих рыб. Нильские щуки передвигаются не с помощью движений хвоста, как большинство других рыб, а с помощью волнообразно колышущегося спинного плавника. При этом их тело не изгибается из стороны в сторону. Эти рыбы с одинаковой легкостью могут двигаться как вперед, так и назад; они без труда обходят все препятствия, встречающиеся на их пути. Нильские щуки обитают в мутных илистых реках и по ночам охотятся на мелких рыбешек. В таких условиях от зрения мало пользы, и поэтому вполне естественно предположить, что какое-то другое чувство помогает нильской щуке ловить добычу и избегать препятствий.

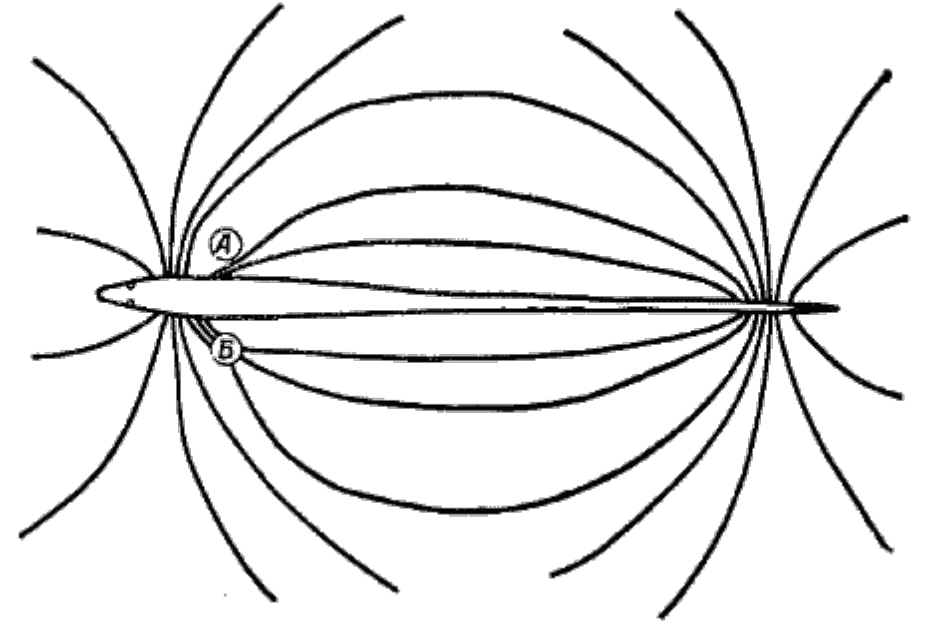
По данным Лиссмана, нильская щука использует электрические органы для обнаружения различных препятствий; кроме того, он показал, что таким же образом обнаруживают препятствия и другие рыбы, обладающие электрическими органами. Если опустить в аквариум с нильской щукой пару электродов, подключенных к осциллографу, прибор тотчас же зарегистрирует электрические разряды. Они следуют с постоянной частотой (примерно 300 имп/с), и при этом каждый разряд создает в воде электрическое поле, напоминающее поле вокруг магнитного стержня. Положительным полюсом в данном случае служит голова рыбы, а отрицательным — ее хвост. Любой находящийся в воде предмет искажает привычную конфигурацию электрического поля; оставалось лишь показать, что нильские

щуки способны воспринимать свои слабые электрические поля и что с помощью этих полей они обнаруживают различные объекты. Оказалось, что щуки реагируют на движение слабого магнита вблизи аквариума. Кроме того, если записать электрические разряды рыбы на магнитную пленку, а затем воспроизвести эту запись, рыба будет нападать на опущенные в воду электроды. Позднее, для того чтобы выяснить, может ли нильская щука обнаруживать находящиеся вблизи нее предметы, были проведены опыты с условными рефлексами. В аквариум опускали две трубочки из пористой глины, одну из которых заполняли водой из-под крана или каким-либо другим веществом, проводящим электрический ток, а другую — диэлектриком (например, воском или стеклом). Рыбу обучали приближаться к трубочке с проводящим веществом, каждый раз подкрепляя ее правильное поведение кусочком мяса. Вскоре она обучилась подплывать к этой трубочке и не обращать никакого внимания на другую, наполненную диэлектриком. Изменяя содержимое трубок, удалось определить, что нильская щука может обнаружить наличие в одной из них стеклянной палочки диаметром 2 мм. Такая тоненькая палочка вызывает минимальные изменения электрического поля рыбы; чтобы обнаружить эти изменения, нильская щука должна обладать крайне тонкой чувствительностью.

Органы чувств, которыми пользуется рыба для восприятия электрического поля, находятся в кожных покровах головы и очень напоминают органы боковой линии. Они представляют собой крошечные ямки, наполненные желеобразной массой, на дне которых находятся рецепторы. У нильской щуки толстая кожа, которая очень плохо проводит электричество; желеобразное содержимое ямок, напротив, представляет собой хороший проводник и играет роль вспомогательного органа, собирающего и концентрирующего электрический ток.

Вскоре после того, как у нильской щуки была обнаружена способность воспринимать электрические поля, ученые определили биологическое назначение ампул Лоренцини, имеющихся у скатов. В гл. 1 уже отмечалось, что эти органы чувств одно время считали температурными рецепторами или рецепторами давления, однако в конце концов выяснилось, что они являются электрическими рецепторами. Как и сенсорные органы, расположенные на голове нильской щуки, ампулы Лоренцини представляют собой группу чувствительных клеток, которые находятся на дне канала, заполненного желеобразным содержимым. Подобные органы были обнаружены и у других рыб, чувствительных к электричеству, например у африканского

слонорыла и у американской ножетелки.



Фиг. 34. Электрические органы, расположенные в хвосте ножетелки, генерируют электрическое поле, картина которого напоминает картину магнитного поля, существующего вокруг намагниченного стержня

Находящиеся на голове рыбы электрические рецепторы обнаруживают искажения конфигурации этого электрического поля, вызванные объектами, находящимися вблизи рыбы. Плохой электрический проводник (А) вызывает расхождение силовых линий, хороший проводник (Б) — их сжатие.

На фиг. 34 показано, как проводники и диэлектрики изменяют конфигурацию электрического поля вокруг головы рыбы. По-видимому, эти изменения влияют на картину нервных импульсов, поступающих от рецепторов в мозг. Каким образом рыба использует информацию, получаемую от воспринимающих электрическое поле органов, для обнаружения точного положения предмета, совершенно не известно, Считается, что электрические рыбы действительно могут обнаруживать окружающие их объекты, поскольку уже доказана способность этих рыб избегать встречающихся на пути препятствий. Часть мозга, связанная с органами электрического чувства, велика по размеру и, по-видимому, должна быть способна производить анализ очень сложной информации, поступающей от этих органов. Работа

мозга несколько облегчается благодаря особому способу передвижения электрических рыб. Обычные рыбы плавают в воде за счет ударов хвоста, который колеблется при этом из стороны в сторону, а у большей части рыб, чувствительных к электрическому току, во время плавания тело вытянуто по прямой линии и почти неподвижно. Вряд ли можно считать простым совпадением развитие такого специфического способа плавания у электрических рыб, принадлежащих не только к разным видам, но даже к разным подклассам. У ската электрические органы находятся на узком твердом хвосте; плавают скаты с помощью своих мягких грудных плавников. Многие рыбы, которые относятся к семействам клюворылых и гимнотовидных, в том числе нильская щука и ножетелка, все время держат хвост прямо и передвигаются посредством волнообразных движений длинных плавников, расположенных на спине или на брюхе. Преимущество такого способа передвижения очевидно, так как при этом не искажается картина электрического поля (что было бы неизбежно, если бы рыба двигала хвостом из стороны в сторону); в результате значительно упрощается анализ приходящей в мозг информации.

Рыбы, имеющие электрические органы, обычно живут в мутной воде или активны в ночное время. Глаза у них маленькие, а поэтому восприятие электрического поля должно иметь для них большое значение, хотя еще никто не показал, что какие-либо рыбы, в том числе скаты, и в самом деле как-то используют электрическое чувство. Вполне возможно, что электрическое чувство предназначено не только для того, чтобы избегать препятствий и обнаруживать жертву. Может быть, когда-нибудь выяснится, что оно, подобно другим чувствам, играет определенную роль в передаче информации во время агрессивного поведения или обряда ухаживания. Например, было обнаружено, что нильская щука изменяет частоту своих электрических разрядов, когда в аквариуме, где она находится, воспроизводят ее же собственные разряды, записанные на пленку. Можно предположить, что таким образом эти рыбы избегают «наложения» сигналов один на другой.

Электрическое чувство — это совершенно «новое чувство», о котором еще тридцать лет назад не было известно. Исследование этого чувства привело к открытию рецепторного органа нового типа. Электрическое чувство в корне отлично от всех других, обсуждаемых в этой книге чувств, которыми мы сами в какой-то мере обладаем (хотя животные используют их порой в других целях). Пусть с трудом, но мы все таки можем представить себе, как летучая мышь ориентируется с помощью эхолокации, а пчела

— с помощью поляризованного света; однако электрические рыбы живут, по-видимому, в совершенно чуждом нам мире.

С тех пор как Лиссман обнаружил у нильских щук способность воспринимать слабые токи, было открыто еще одно загадочное чувство, по всей вероятности, связанное с только что описанным. В гл. 7 было высказано предположение, что птицы, по-видимому, могут ориентироваться при полете, используя магнитное поле Земли. Мы пока еще не располагаем убедительным доказательством того, что они воспринимают магнитное поле, однако было обнаружено, что некоторые более примитивно организованные животные реагируют на слабое магнитное поле. В Северной Австралии некоторые виды термитов всегда строят гнезда таким образом, что длинная ось гнезда совпадает с направлением север — юг; группа термитников выглядит как флотилия стоящих на якоре кораблей, повернутых носом к ветру. Предполагаемая причина такой ориентации гнезд заключается в том, что их широкие стороны, направленные на запад и восток, *должны* улавливать слабые лучи утреннего и вечернего солнца, благодаря чему в гнезде поддерживается нужная температура. Никаких доказательств этого предположения не существует; более того, известно, что температура в гнездах термитов других видов никак не зависит от температуры внешней среды. В термитниках очень толстые стены, а температуру воздуха внутри них регулируют сами термиты почти так же, как это делают пчелы в своем улье.

В то же время известно, что некоторые виды термитов воспринимают магнитное поле. Внутри термитника отдельные особи располагаются параллельно силовым линиям магнитного поля Земли (а у некоторых видов — под прямым углом к ним). Это может в какой-то мере объяснить, почему гнезда термитов ориентированы вдоль силовых линий магнитного поля Земли: ведь если головы термитов обращены к северу или к югу, они будут строить свои гнезда вдоль линии, проходящей с севера на юг. Если посадить термитов в железную коробочку, они теряют способность ориентироваться; в то же время, если положить под ящик с термитами сильный магнит, они изменяют положение своего тела и располагаются вдоль новых силовых линий. Других животных также можно сбить с курса, если поместить около них магнит; это удается проделать с такими филогенетически далекими животными, как прудовики, плоские черви и простейшие.

Загадку представляет не только то, почему эти животные ориентируются с помощью магнитного поля, но и то, как они воспринимают это поле. До сих пор еще не найдено никакого

органа чувств или рецептора, которые бы реагировали на магнитное поле. Однако рано или поздно исследователи, может быть, обнаружат, что магнитное чувство широко распространено среди самых различных животных; если это так, то у нас нет никаких оснований считать его последним чувством, которое мы откроем. Уже сейчас предполагают, что некоторые люди способны воспринимать радиоволны. В 1968 году было обнаружено, что перистые антенны некоторых ночных бабочек чувствительны к свету, хотя у этих антенн нет ни роговицы, ни хрусталика, ни сетчатки — структур, которые обычно ассоциируются со светочувствительными органами.

Биология в настоящее время переживает свой золотой век. Во всех областях биологических исследований сейчас наблюдаются головокружительные успехи, которые стали возможны благодаря самым последним достижениям других наук, например созданию электронного микроскопа и развитию вычислительной техники. Поистине ошеломляющие успехи сделаны в области молекулярной биологии, биологии популяций и сообществ. Так же быстро развивается и физиология органов чувств; вскрываются сложнейшие механизмы их функционирования, благодаря чему мы имеем возможность объяснить поведение животных с точки зрения того, что могут и чего не могут их органы чувств, вместо того, чтобы просто считать, будто они живут в таком же мире, как наш. Однако по мере накопления информации возникают все новые и новые проблемы. Исходя из общего запаса знаний, которыми мы сейчас располагаем, следует считать, что каждая глава этой книги является далеко не полной: мы всегда должны помнить, что для нас, к сожалению, еще многое остается загадкой, например то, каким образом функционирует тот или иной орган чувств или даже каково биологическое назначение некоторых из этих органов. В конце концов мы обязательно узнаем, каким образом термиты ощущают магнитное поле Земли и почему они на него реагируют, но к этому времени уже наверняка будут открыты новые, не менее загадочные чувства.

Фото 1. В то время, когда коза щиплет листья, уши ее находятся в постоянном движении. Это помогает животному точно определить, откуда приходят звуки. Двигая одним ухом совершенно независимо от другого, коза может концентрировать свое внимание на двух звуках одновременно.

Фото II. Сова сипуха на своем насесте с только что пойманной землеройкой. Эта сова охотится с помощью зрения или слуха, которые характеризуются необычайной остротой. Единственное средство защиты для землеройки — надежное укрытие.

Фото III. Обитающая в пустынях Северной Америки кенгуровая крыса ведет ночной образ жизни и обладает чрезвычайно острым слухом. Она слышит слабые шорохи, свидетельствующие о приближении совы или гремучей змеи, и в момент их нападения мгновенно отпрыгивает в сторону.

Фото IV. Фотография подковоносой летучей мыши, на которой хорошо видна характерная кожистая складка на носу; эта складка может изгибаться, колеблясь из стороны в сторону, и таким образом изменять направление ультразвукового луча, испускаемого летучей мышью.

Фото V. Южноамериканские птицы гуахаро ориентируются с помощью сонара. Они отыскивают путь в кромешной тьме пещер, прислушиваясь к эху от своих криков. Обратите внимание на птиц, сидящих на гнезде позади выступа скалы.

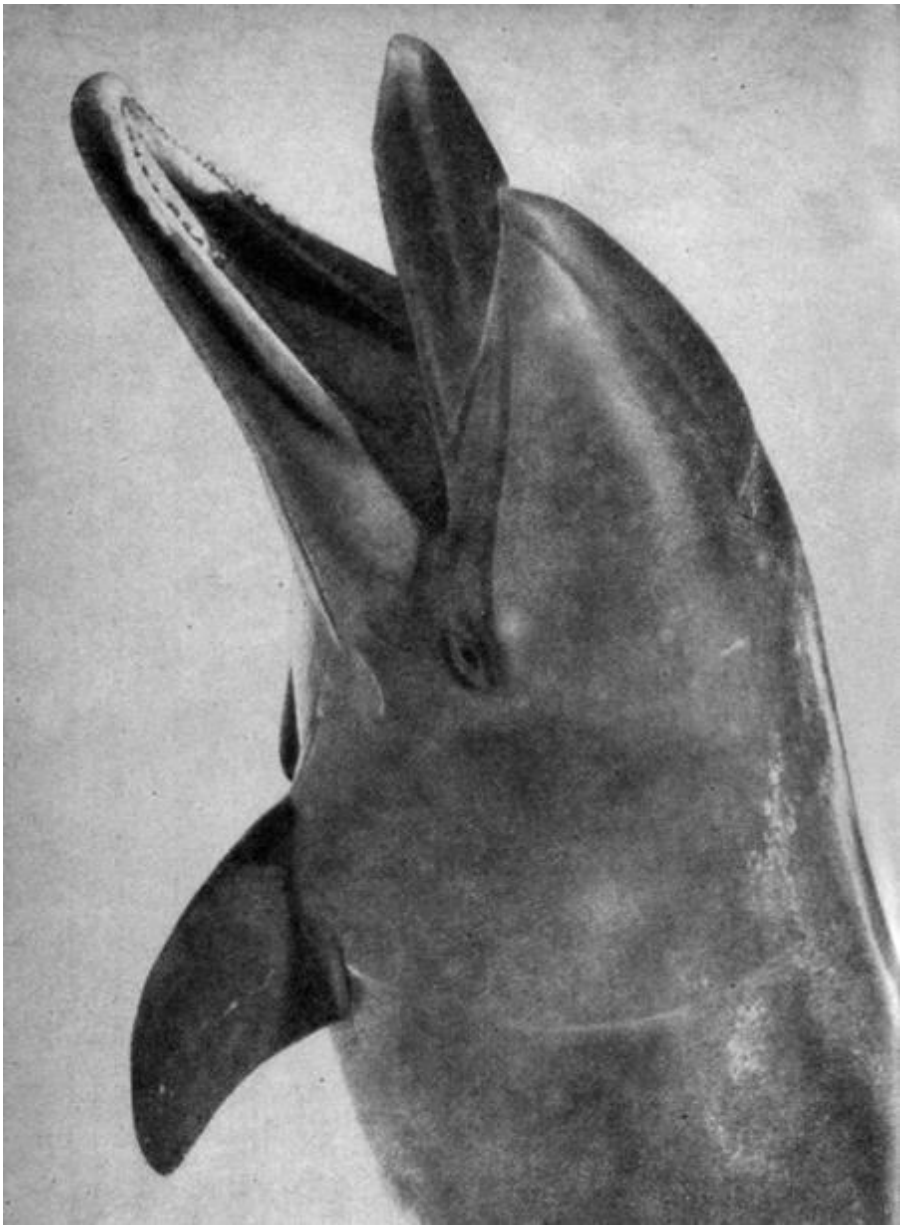


Фото VI. Жировая подушка дельфина — «дыня» — находится между клювом и воздушными мешками; она фокусирует ультразвуковые сигналы, производимые с помощью воздушных мешков. На клюве можно видеть цепочку сенсорных ямок. В каждом такой ямке имеются волоски (остатки вибрисс наземных зверей), которые воспринимают вибрации в воде.

Фото VII. Сонар позволяет землеройкам обнаруживать крупные объекты; благодаря этому животные могут избегать открытых пространств, где они беззащитны против хищников.

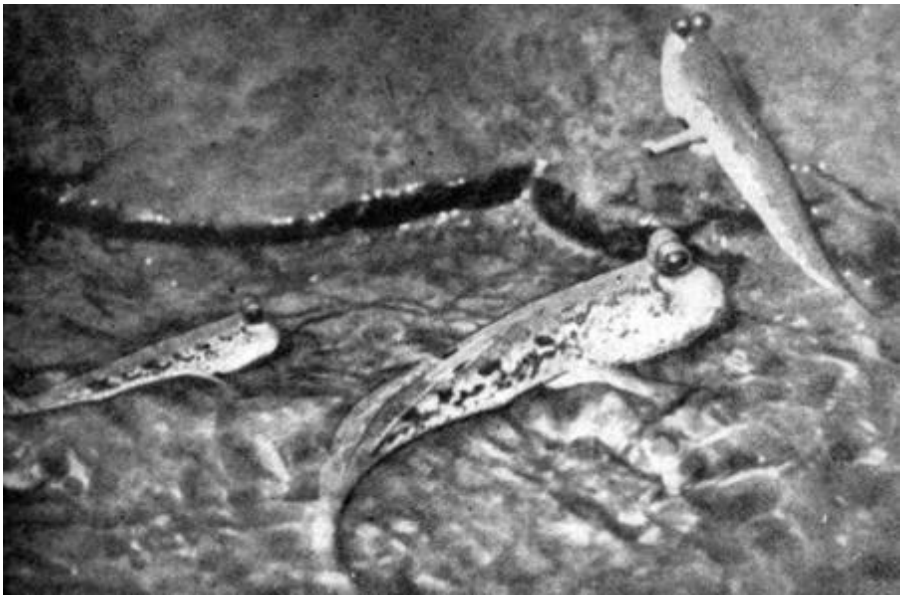


Фото VIII. Большую часть времени илистые прыгуны проводят на суше. Их глаза расположены на своего рода выдвижных «турелях» и защищены от высыхания своеобразными «очками».

Фото IX. Глаза играют важную роль в жизни лягушки: с их помощью она находит пищу и водоемы и вовремя обнаруживает врагов.

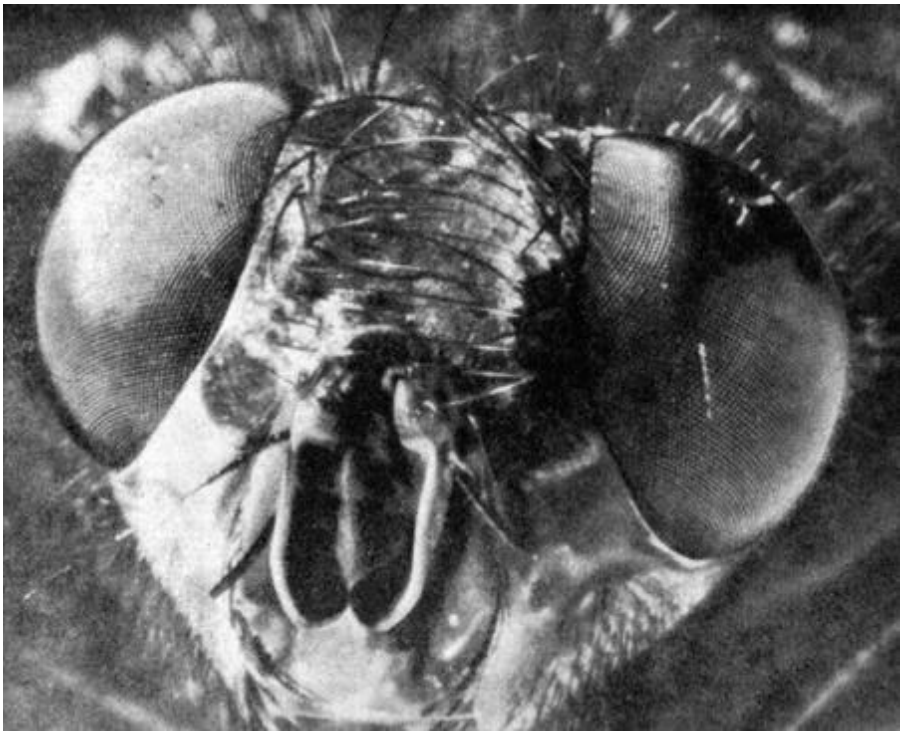


Фото X. Сложные глаза комнатной мухи состоят из многих тысяч элементов. Число таких элементов в сложном глазе насекомого является хорошим показателем его способности различать детали предметов.

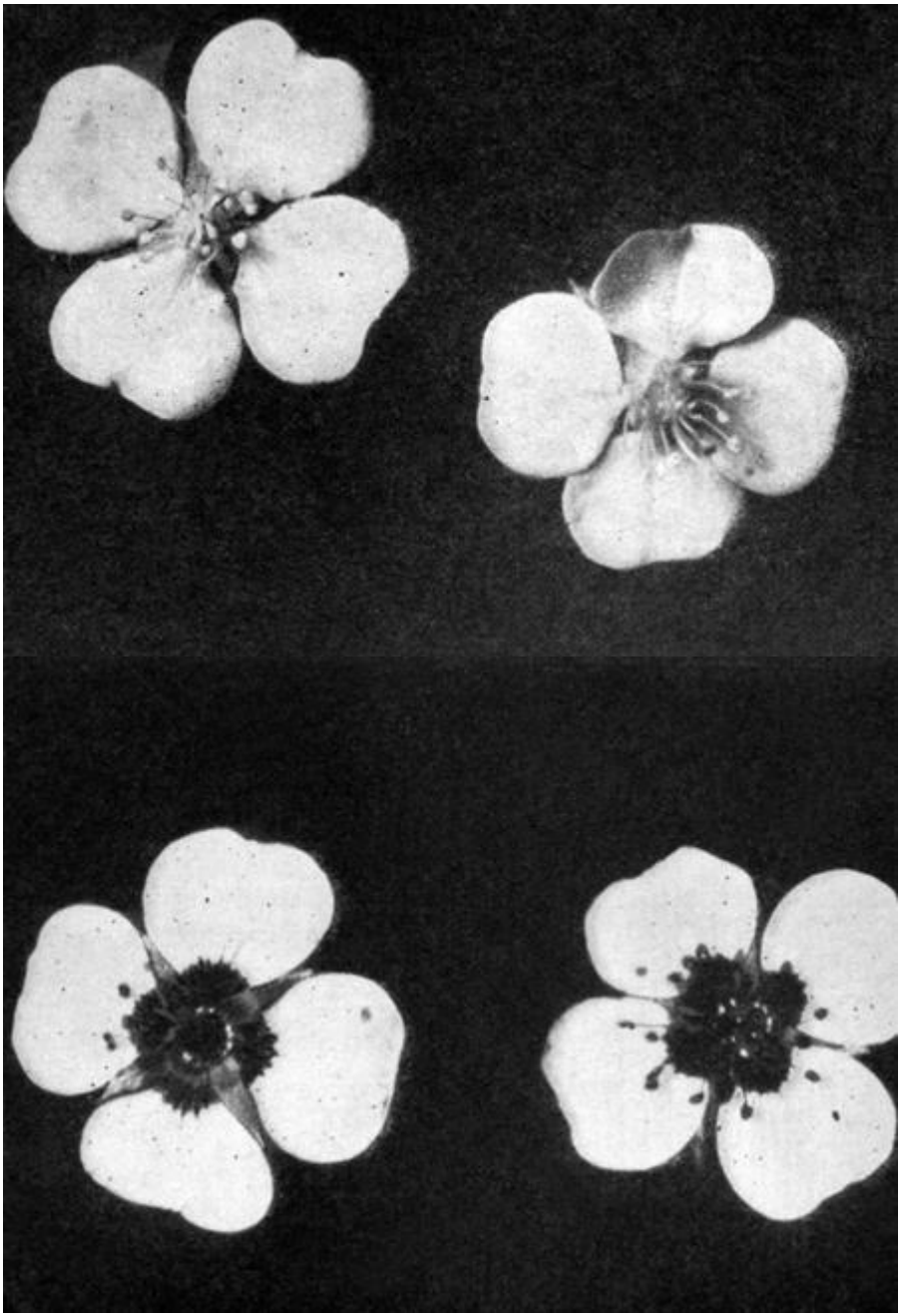


Фото XI. Невидимые человеку медоуказчики.

А. Цветки лапчатки прямостоячей (Potentilla tormentilla = P. erecta), сфотографированные в обычном свете.

Б. Те же самые цветки, сфотографированные в ультрафиолетовом свете. Указатели меда помогают насекомым отыскать в цветках нектар.

Фото XII. Лосось перепрыгивает порог на пути к месту нереста. Он поднимается вверх по реке от самого ее устья, руководствуясь запахом воды из своего нерестилища.

Фото XIII. Крот, зажавший передними лапами свою добычу. Обратите внимание на вибриссы, которые хорошо видны на его мордочке. Предполагают, что они играют важную роль в жизни крота под землей, помогая ему обнаруживать самые различные колебания.

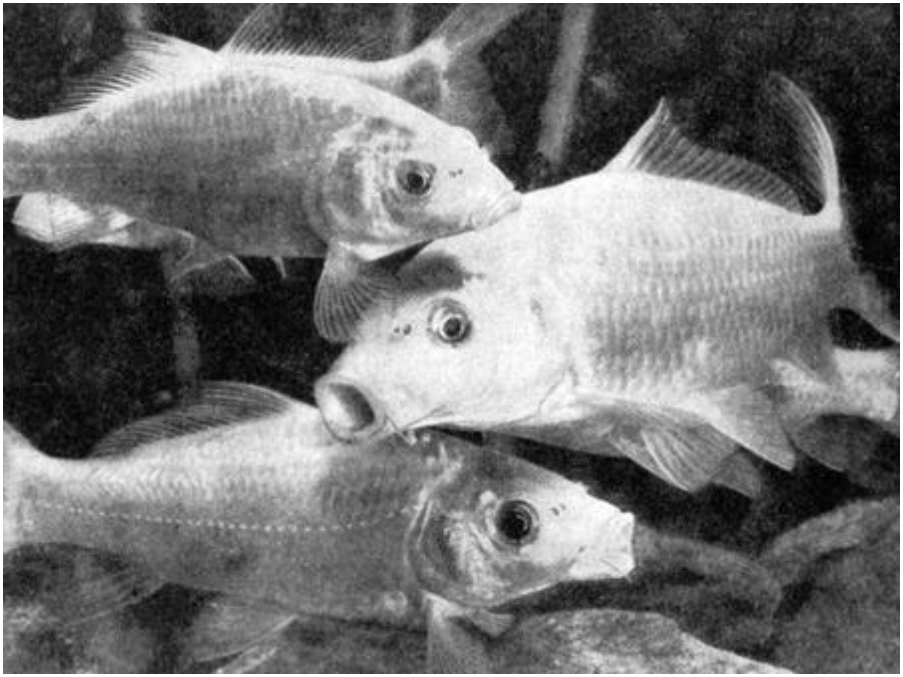


Фото XIV. Боковая линия карпов представляет собой ряд точек, расположенных вдоль боковой поверхности тела. Каждая точка — это крошечное отверстие, ведущее в трубочку, где находятся органы чувств. Прямо перед глазами находятся ноздри. Они представляют собой U-образные трубочки, в которых расположены органы обоняния, и не имеют никакого отношения к дыханию.

Фото XV. Пытаясь выбраться из сети, кузнечик сам предрешает свою гибель. Почувствовав колебания паутины, притаившийся паук быстро схватывает свою добычу.

Фото XVI. Самец сорной курицы регулирует температуру своего гнезда (которое

нагревается либо за счет солнечного тепла, либо за счет тепла, выделяемого гнющими растениями), разгребая песок в стороны или набрасывая его на гнездо. Через 11 мес. из яиц вылупляются, птенцы и самостоятельно выбираются на поверхность.

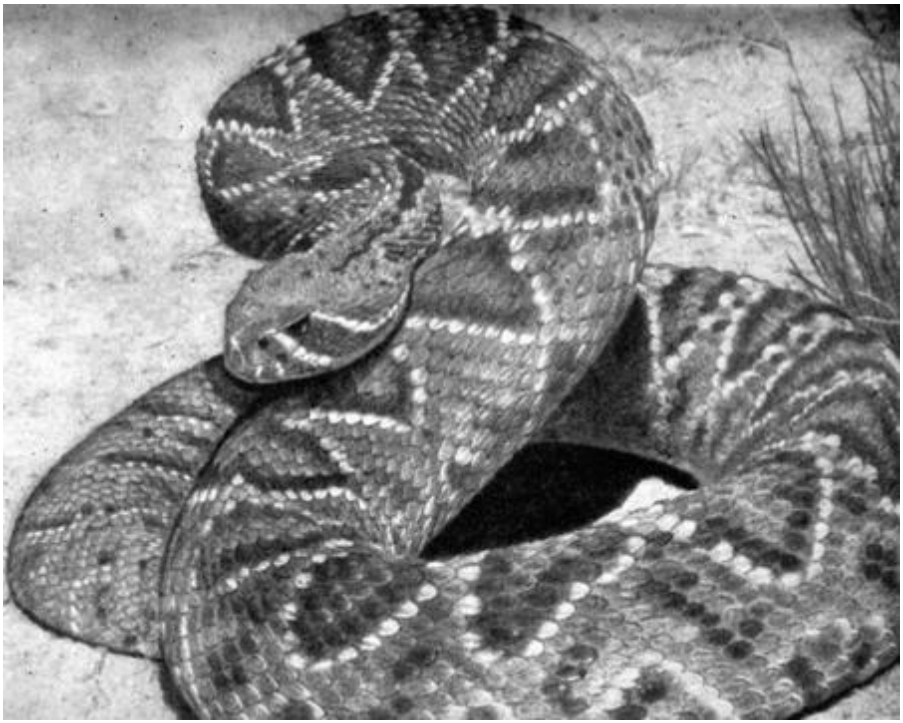


Фото XVII. Лицевые ямки гремучей змеи расположены позади и несколько ниже ноздрей. Чувствительность этих ямок к инфракрасному свету позволяет змее ночью отыскивать добычу.

Фото XVIII. Ножетелка двигается в воде с помощью своего длинного почти прозрачного брюшного плавника, благодаря чему расположенный в ее хвосте электрический орган остается неподвижным. Электрический ток, вырабатываемый этим органом, помогает рыбе обнаруживать находящиеся поблизости объекты.

Литература

Amoore J. E., 1965. Psychophysics of odor, Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol., 30, 623–638.

Adler J., 1965. Chemotaxis in *Escherichia coli,* Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol., 30, 289–292.

Barrows W. M., 1915. The reactions of an orb-weaving spider *Epeira sclopetaria* Clerck, to rhythmic vibrations of its web, Biol. Bull., 29, 316–326.

Beament J. W. C. (ed.), 1962. Biological receptor mechanisms, Symposia of the Society for Experimental Biology, No. XVI, Cambridge.

Bell Q. H., Davidson J. N., Scarborough H, 1961. Textbook of Physiology and Biochemistry, Livingstone.

Belton P., Kempster R. H., 1962. A field test on the use of sound to repel the European corn-borer, Entomologia experi-mentalis et applicata, 5, 281–288.

Benzinger T. H., 1961. The human thermostat, Scientific American, 204, 134–147.

Bradshaw S. D., Main A. R., 1968. Behavioural attitudes and regulation of temperature in *Amphibolurus* lizards, J. Zool., 154, 193–222.

Brown F. A., 1962. Responses of the planarian, *Dugesia,* and the protozoan, *Paramecium,* to very weak horizontal magnetic fields, Biol. Bull., 123, 264–281.

Brown M. E. (ed.), 1957. The physiology of fishes, Vol 2 — Behaviour, Academic Press, New York.

Bullock T. H., Diecke F. P. J., 1956. Properties of an infra-red receptor, J. Physiol., 134, 47–87.

Bullock T. H., Fox W., 1957. The anatomy of the infra-red sense-organ in the facial pit of pit-vipers, Quart. J. Micr. Sci., 98, 219–234.

Calhoun J. B., 1962. Population density and social pathology, Scientific American, 206, 139–148.

Crips D. J., 1967. Barnacles, Science J., 3, 69–73.

Düecker Q., 1964. Colour vision in mammals, J. Bombay Nat. History Soc, 61, 572–586.

Dunning C. D., 1968. Warning sounds of moths, Z. für Tierpsychol., 25, 129–138.

Emlen J. T., Penney R. L., 1964. Distance navigation in the Adelie penguin, Ibis, 106, 417–431.

Evans P. R., 1968. Reorientation of passerine night migrants after displacement by the wind, British Birds, Vol. 61, № 7, 281–303.

Ewer R. F., 1968. Ethology of Mammals, Logos.

Finkelstein D., Grüsser O.-J., 1965. Frog retina: detection of movement, Science, N. Y., 150, 1050–1051.

Flock A., 1965. Transducing mechanism in the lateral line canal organ receptors, Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol., 30, 133–145.

Von Frish K., 1951. Recent advances in the study of the orientation of the honey bee, The Bulletin of Animal Behaviour, № 9.

Gary N. E., 1962. Chemical mating attractants in the queen honey bee, Science, 136, 773–774.

Geste1and R. C, 1966. The mechanics of smell, Discovery, (February 1966), 29–34.

Griffin D. R., 1958. Listening in the Dark, Yale University Press.

Griffin D. R., Webster F. A., Michael C. R., 1960. The echolocation of flying insects by bats, Anim. behav, 8, 141–154.

Gould E., Nevus N. C, Novick A., 1964. Evidence for echo-location in shrews, J. Exp. Zool., 156, 19–38.

Hamburger V., 1926. Versuche über Komplementär-Farben bei Elbritzen *(Phoxinus laevis),* Z. vergleich. Physiol., 4, 286–304.

Haskell R. T., 1961. Insect Sounds, Witherby.

Hasler A. D., Larsen J. A., 1955. The homing salmon, Scientific American, 193, 72–76.

Henson O. W., 1965. The activity and function of the middle-ear muscles in echolocating bats, J. Physiol., 180, 871–887.

Horridge G. A., Boulton P. S., 1967. Prey detection by Chaetognatha via a vibration sense, Proc. Royal. Soc, Series B, 168, 413–419.

Ilse D., 1937. New observations on responses to colours by egg-lying butterflies, Nature, 140, 544.

Jenkins M. F., 1960. On the method by which Stenus and Dianous (Coleoptera: Staphylinidae) return to the banks of a pool, Trans. Roy. Entom. Soc, London, 112, 1.

Ka1mus H., 1955. The discrimination by the nose of the dog of individual human odours and in particular of the odours of twins, Brit. J. Anim. Behav., 3, 25–31.

Lees A, D., 1948. The sensory physiology of the sheep tick *Ixodes ricinus,* L., J. Exp. Biol., 25, 145–207.

Lettvin J. Y., Gesteland R. C., 1965. Speculation on smell, Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol., 30, 217–225.

Levick M. G., 1914. Antarctic Penguins: A study of their social habits, Heinemann.

Lissmann H. W., 1958. On the function and evolution of electric organs in fish, J. Exp. Biol)., 35, 156 — I91.

Lissmann H. W., Machin K. E., 1958. The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus,* J. Exp. Biol., 36, 451–486.

Machin K. E., Lissmann H. W., 1960. The mode of operation of the electric receptors in *Gymnarchus niloticus,* J. Exp. Biol., 37, 801–811.

Matthews G. V. T., 1968. Bird Navigation, Cambridge.

Medway Lord, 1967. The function of echonavigation amongst swiftlets, Anim. Behav., 15, 416–420.

Mrosovsky N., 1967. How turtles find the sea, Science J., November, 53–57.

Mrosovsky N… Shettleworth S. J., 1968. Wavelength preferences and brightness cues in the water finding behaviour of sea turtles, Behaviour, 32, 211–257.

Muntg W. R. A., 1962. Microelectrode recordings from the diencephalon of the frog *(Rana plpiens)* and a blue-sensitive system, J. Neurophysiol., 25, 699–711.

Muntg W. R. A., 1962. Effectiveness of different colours of light in releasing the positive phototactic behaviour of frogs, and a possible function of the retinal projection to the diencephalon, J. Neurophysiol., 25, 712–720.

Murray R. W., 1962. The response of the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to electrical stimulation, J. Exp. Biol., 39, 119–128.

Norris K. S., Prescott J. H., Asa-Dorian P. V., Perkins P., 1961. An experimental demonstration of echolocation behaviour in the porpoise *Tursiops truncatus* (Montagu), Biol. Bull., 120, 163–176.

Palmer E., Weddell G., 1964. The relation between structure, innervation and function of the skin of the bottle nose dolphin *(Tursiops truncatus),* Proc. Zoo. Soc., 143, 553–568.

Pearcy W. G., Meyer S. L., Munk O., 1958. A «four-eyed» fish from the deep-sea: *Bathylychnops exilis* Cohen, 1958, Nature, 207, 1260–1261.

Pumphrey R. J., 1940. Hearing in insects, Biol. Rev., 15, 107–132.

Quilliam T. A., 1966. The mole's sensory apparatus, J. Zool., 149, 76–88.

Ransome R. D., 1968. The distribution of the greater horse-shoe bat, *Rhinolophus ferrum-equinum,* during hibernation, in relation to environmental factors, J. Zool., 154, 77–112.

Roeder K. D., 1962. Behaviour of free flying moths in the presence of ultrasonic pulses, Anim. Behav., 10, 300–304.

Roeder K. D., Treat A. E., 1957. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths, J. Exp. Zool., 134, 127–157.

Romanes G. J., 1885. Mental evolution in Animals, Keagan Paul.

Rushton W. A. H., 1965. Chemical basis of colour vision and colour blindness, Nature, 206, 1087–1091.

Tansley K., 1965. Vision in Vertebrates, Chapman and Hall.

Treat A. E., 1956. The reaction time of noctuid moths to

ultrasonic stimulation. J. New York Enfom. Soc., 64, 165–171.

Walcott C., 1963. The effect of the web on sensitivity in the spider, *Achaeanaria tepidariorum* (Koch), J. Exp. Biol., 40, 595–611.

Walcott C., van der Kloot W. G., 1959. The physiology of the spider vibration receptor, J. Exp. Zool., 141, 191–244.

Webster F. A., Griffin D. R., 1962. The role of the flight membranes in insect capture by bats, Anim. Behav., 10, 332–340.

Wenzel B. M., 1968. Olfactory prowess of the kiwi, Nature, 220, 1133–1134.

Wever E. G., Bray C. W., 1933. A new method for the study of hearing in insects, J. сотр. cell Physiol., 4, 79–93.

Wigglesworth V. B., 1953. The principles of Insect Physiology, Methuen.

Wigglesworth V. B., Gillet J. D., 1934. The function of the antennae of *Rhodnius prolixus* and the mechanism of orientation to the host, and Confirmatory experiments, J. Exp. Biol., 11, 120–139, 408–410.

Wilson E. O., 1963. Pheromones, Scientific American, 208, 100–114.

Wolken J. J., 1968. The photoreceptors of Arthropod eyes, Symp. zool. soc., Lond., 23, 113–133.

Wright R. H., 1964. The Science of Smell, George Allen and Unwin.

notes

Примечания

1

Все фотографии помещены в конце книги. — *Прим. ред.*

2

Эти эксперименты, проведенные Густавом Крамером, более подробно описаны в книге Д. Гриффина «Перелеты птиц», изд-во «Мир», М., 1966, стр. 117–120. — *Прим. перев.*

3

Более точно — чувствительность органов обоняния. — *Прим. перев.*

4

В США термометр обычно помещают не под мышку, а в рот. — *Прим. перев.*

5

Автор здесь не совсем точен. Инкубационный период глазчатой курицы продолжается всего 60 дней, но самки откладывают яйца с большими перерывами в течение долгого времени, и самцу приходится заниматься гнездом действительно на протяжений 11 мес. — *Прим. перев.*